GRAPTOLITHEN AUS ORDOVIZISCHEN GESCHIEBEN UND DIE FRÜHE STAMMESGESCHICHTE DER GRAPTOLITHEN

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
des
Fachbereiches 24 (Geowissenschaften)
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Dietmar Andres
aus Berlin

Berlin 1976

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547206_0015

GRAPTOLITHEN AUS ORDOVIZISCHEN GESCHIEBEN UND DIE FRÜHE STAMMESGESCHICHTE DER GRAPTOLITHEN

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
des
Fachbereiches 24 (Geowissenschaften)
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Dietmar Andres
aus Berlin

Berlin 1976

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Referent: Prof. Dr. B. Krebs

2. Referent: Prof. Dr. J. Brandenburg

Tag der mündlichen Prüfung: 23. Juni 1976

INHALT

		SEITE
A	EINFÜHRUNG	5
B	FACHAUSDRÜCKE	6
C	MATERIAL	9
D	ARBEITSMETHODEN	10
E	DAS PERIDERM VON RHABDOPLEURA	12
	1. Problematik	12
	2. Verlauf der Suturen	13
	3. Struktur des Periderms	17
F	DIE PRIMITIVE ANORDNUNG DER FUSELLAR-SUTUR EINIGER GRAPTOLITHEN	21
	1. Beschreibung	21
	2. Bisher bekanntes Material	24
G	VERGLEICHE UND FOLGERUNGEN	26
H	GRAPTOLITHEN MIT DER PRIMITIVEN FUSELLAR-SUTUR AUS DEM OSTSEEKALK	27
	1. Mastigograptus	27
	2. Micrograptus	33
I	RHABDOPLEURA-ÄHNLICHE FORMEN AUS DEM ORDOVIZ	36
	1. Rhabdopleurites	36
	2. Kriechende Formen	40
J	ZAHL DER ARME DES WEICHKÖRPERS	41
K	DIE BILDUNG DES CORTEX	44

L FOLGERUNGEN ZU DEN VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN 53

M FOLGERUNGEN ZUR FRÜHEN STAMMESGESCHICHTE 55
1. Kriechende Vorläufer 55
2. Die ältesten Graptolithen 56
3. Suturen des Periderms 57
4. Struktur des Periderms 58
5. Dimorphismus 60
6. Primitive Merkmale 62
7. Frühe Ontogenie 62

ERGEBNISSE 65

SUMMARY 66

DANK 68

LITERATUR 69

A EINFÜHRUNG

Die Diskussion um die Verwandtschaftsbeziehungen der Graptolithen lässt sich am besten an Hand der Arbeiten von KOZLOWSKI (vor allem 1948 und 1966) und URBANEK (1976) verfolgen.
Der polnische Paläontologe KOZLOWSKI nimmt an, daß die fossilen Graptolithen mit den heute noch lebenden Pterobranchiern verwandt sind. Die Gattung Rhabdopleura wird von ihm als der nächste lebende Verwandte angesehen.
Diese Hypothese KOZLOWSKIs hat sich nach und nach in der Paläontologie und Zoologie weitgehend durchgesetzt. Viele Lehrbücher beider Fächer führen zur Zeit die Graptolithen bei den Pterobranchiern bzw. Hemichordaten auf. Nur wenige Autoren vertraten bis vor kurzem andere Ansichten (z.B. BOHLIN 1950, KIRK 1974).

Die jüngsten Arbeiten von URBANEK (theoretische Folgerungen vor allem 1976) dürften die Diskussion um die systematische Stellung der Graptolithen neu beleben. URBANEK, ein Schüler KOZLOWSKIs, widerspricht einer engen Beziehung zwischen Graptolithen und Pterobranchiern. Auf Grund von Vergleichen der Ultrastruktur und von biologischen Überlegungen kommt URBANEK zu dem Schluss, daß die Stellung der Graptolithen innerhalb der Bilateria unsicher ist.

Die hier beschriebenen Beobachtungen stimmen mit KOZLOWSKIs Annahme einer engen Verwandtschaft zwischen Graptolithen und Rhabdopleura überein.
Um Aussagen über die frühe Stammesgeschichte und die Verwandtschaftsbeziehungen machen zu können, wurden bevorzugt primitive Graptolithen untersucht. Gerade die primitivsten Graptolithen zeigen die größte Ähnlichkeit mit den heute lebenden Pterobranchiern. Das entspricht der Erfahrung, daß es häufig primitive, wenig spezialisierte Vertreter einer Gruppe sind, die über lange erdgeschichtliche Zeit hinweg bei nur geringer Veränderung durchlaufen.

Weil morphologische Merkmale bei ähnlicher Lebensweise oft in nicht näher verwandten Gruppen übereinstimmen ("Konvergenz"), werden vor allem strukturelle Merkmale berücksichtigt.

Einige zoologische und paläontologische Fachausdrücke sind in alphabetischer Reihenfolge im folgenden Kapitel B erklärt.

B FACHAUSDRÜCKE

AUTOTHEK Größere der paarigen freien Theken bei sessilen Graptolithen mit Dimorphismus.

BIOFAZIES "Charakter" des Fossilinhaltes eines Gesteins, kennzeichnend für die Ablagerungsbedingungen.

BITHEK Kleinere der paarigen freien Theken bei sessilen Graptolithen mit Dimorphismus.

CORTEX Sekundäre Verdickung des Periderms bei Graptolithen.

DIMORPHISMUS Unterschiedliche Gestalt der paarweise angeordneten freien Theken bei vielen sessilen Graptolithen. S. AUTOTHEK und BITHEK.

DISTAL Zuletzt gebildet, am jüngsten.

FREIE THEKEN Im Gegensatz zum Stamm (den Stolotheken); die Anteile des Periderms der Graptolithen, in denen die Zooide hausten. Dieser Ausdruck wird hier dann benutzt, wenn sich Autotheken und Bitheken nicht sicher unterscheiden lassen.

FUSELLAR-SCHICHT Die untere, zuerst gebildete Schicht des Graptolithen-Periderms.

FUSELLAR-SUTUR Auch Fusellar-Naht, die Grenze zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fuselli (s. FUSELLUS).

FUSELLUS Ein Anwachsstreifen des Graptolithen-Gehäuses.

HEMICHORDATA Auch Stomochordata, Branchiotremata; Stamm der Deuterostomia, der Beziehungen zu den Chordaten zeigt. Körper in drei Abschnitte gegliedert, Vorderdarm mit Kiemendurchbrüchen, Tentakel. Ein Anhang des Vorderdarmes wird von manchen Autoren als ein der Chorda der Chordaten homologes Organ angesehen.

LITHOFAZIES Petrographischer "Charakter" eines Gesteins, der die Ablagerungsbedingungen kennzeichnet.

METASICULA Distaler Teil der Sicula (s. SICULA), vermutlich vom ersten Zooid einer Kolonie abgeschieden.

PTEROBRANCHIER Flügelkiemer, eine Klasse der Hemichordata; kleine, meist koloniebildende sessile wirbellose Tiere.

PERIDERM Schützende Hülle bei Hydrozoen und Graptolithen; hier wird dieser Ausdruck auch bei den Pterobranchiern benutzt.

PROSICULA Proximaler Teil der Sicula (s. SICULA), vermutlich von der Larve abgeschieden. Das Periderm der Prosicula ist durch ein spiraliges Band verstärkt.

PROXIMAL Zuerst gebildet, am ältesten.

SCHRÄGE SUTUR Schräge Begrenzung eines beginnenden Fusellus (s. FUSELLUS).

SICULA — Anfangskammer, ältester Teil des Gehäuses und Beginn einer Kolonie bei den Graptolithen. Spitz konisch bei den planktonischen Graptolithen, zylindrisch bei den meisten sessilen Graptolithen. S. PROSICULA und METASICULA.

STAMM — Zentrale Partie des Graptolithen-Gehäuses, der Stamm besteht aus den Stolotheken.

STOLON — Bei Rhabdopleura und einigen sessilen Graptolithen vorhandene feste Hülle des weichen Stranges, der die Individuen einer Kolonie verbindet.

STOLOTHEK — Die Stolotheken bilden den zentralen Stamm des Graptolithen-Gehäuses.

SUTUR — Naht; bei den Graptolithen die Grenze zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fuselli (s. FUSELLAR-SUTUR).

THEKE — = Theca; Anteil des Periderms der Graptolithen mit einer Öffnung, in die sich die Zooide zurückziehen können.

TRIADE — Dreier-Gruppe von Theken. Typisch für viele sessile Graptolithen. S. AUTOTHEK, BITHEK, STOLOTHEK, DIMORPHISMUS.

VIRGULA — Fadenförmiger Teil des Periderms bei hochentwickelten planktonischen Graptolithen, der sich achsial durch das ganze Gehäuse zieht; entspricht dem "Nema"-Faden ausserhalb des Gehäuses.

ZOOID — Weichkörper eines Individuums der Kolonie.

C MATERIAL

Das Rohmaterial stammt aus der Kiesgrube Parey in Berlin-Spandau. Es wurde ausschließlich der sogenannte Ostseekalk benutzt. Die Ostseekalke sind helle kalkige Glazial-Geschiebe, die aus dem nördlichen Ostseegebiet stammen (HUCKE 1967, S.53 und 58/59). Das Alter der Ostseekalke ist vermutlich meist Caradoc, oberes Ordoviz (KOZLOWSKI 1959, EISENACK 1965, HUCKE 1967). Lithofazies und Biofazies sind nicht einheitlich (EISENACK 1965).

Der bekannteste Typ der Ostseekalke mit dem oft sehr häufigen planktonischen Graptolithen Orthograptus gracilis ist ein heller, gelblich-bräunlicher, manchmal geschichteter feiner Kalk. Dieses "Orthograptus-Gestein" (EISENACK 1971, früher "Diplograptus-Gestein") hat eine überwiegend planktonische Fauna mit wenig Komponenten. Die gesuchten primitiven Graptolithen stammen aus hellen bräunlichen Kalken, die nur selten Andeutung einer Schichtung zeigen. Diese Kalke sind oft gröber als das Orthograptus-Gestein und haben mehr Verunreinigungen (Pyrit, Silex und anderes). Die Fauna dieser Kalke ist abwechslungsreicher und hat mehr benthonische Komponenten als die des Orthograptus-Gesteins. Als Begleitfauna der primitiven Graptolithen wurden ausser anderen Graptolithen gefunden (die Reihenfolge entspricht etwa der Häufigkeit): Hystrichosphaeren, Scolecodonten, Chitinozoen, Conodonten, Melanoskleriten, Conularien-Reste, Brachiopoden, Trilobiten, Gigantostraken-Reste und verschiedene Problematica. Die planktonischen Graptolithen sind hier in adultem Zustand ziemlich selten, etwas häufiger sind ihre Jugendstadien, die Siculae. Von den sessilen Graptolithen waren ausser den hier beschriebenen primitiven Formen in einigen Geschieben Dendroidea, Crustoidea, Tuboidea und Jugendstadien unbekannter Zugehörigkeit vertreten.

Der rötlich gefleckte Typ des Ostseekalkes wurde nicht berücksichtigt.

Die Erhaltung der Fossilien im Ostseekalk ist ungewöhnlich gut. Es sind ähnlich feine Details überliefert wie bei Fossilien aus Silex und fossilen Harzen.

Als rezentes Vergleichsmaterial standen Rhabdopleura compacta und Rhabdopleura normani zur Verfügung. Rhabdopleura compacta wurde bei Plymouth aus ca. 20 m Tiefe gedredgt. Diese Spezies lebt dort geschützt in leeren Muschelschalen (STEBBING 1970a, DILLY 1973). Rhabdopleura normani wurde im Hjeltefjord bei Bergen aus ca. 100 m Tiefe gedredgt. Sie lebt dort vor allem auf abgestorbenen Korallen (BURDON-JONES 1954).

D ARBEITSMETHODEN

In der Kiesgrube wurden über mehrere Jahre hinweg Ostseekalk-Geschiebe aufgesammelt, die bei Betrachtung mit der Lupe kleine, nicht kalkschalige Fossilien zeigten. Das Gewicht der ausgewählten Geschiebe lag zwischen 300 g und mehreren kg. Von 85 ausgewählten und numerierten Geschieben wurde je eine Scherbe von 150 g in verdünnter Essigsäure gelöst. Einige Stücke, die die gewünschten primitiven Graptolithen in relativ guter Qualität und Quantität enthielten, wurden in Anteilen von etwa 200 g nach und nach bis auf einen kleinen Gesteinsrest in verdünnter Essigsäure aufgelöst. Durchsichtige Kunststoff-Aquarien gestatteten eine gute Beobachtung des Lösungs-Prozesses. Die Gesteinsstücke hingen oben in der Säure.

An der Oberfläche schwimmende herausgelöste Bruchstücke von Graptolithen wurden sofort abpipettiert, die absinkenden nicht gelösten Bestandteile fielen auf ein Siebgewebe von 0,06 mm Maschenweite am Boden der Aquarien. Der nicht gelöste Rückstand auf dem Siebgewebe wurde in flachen Schalen unter Wasserbedeckung mit dem Binokular-Mikroskop durchgesehen. Bei der Maschenweite von 0,06 mm blieb fast die gesamte säureunlösliche Mikrofauna auf dem Sieb. Gewünschte Fossilien wurden mit der Pipette in Plastikschachteln übertragen und mit Glyzerin bedeckt (s. KOZLOWSKI 1948).

Jede Plastikschachtel erhielt die gleiche Nummer wie das Geschiebe, aus dem die Fauna stammt. Eine Sortierung nach verschiedenen Fossilgruppen wurde nicht vorgenommen.

Stark verdickte und dadurch undurchsichtige Teile von Graptolithen liessen sich durch Kaliumhypochlorit (Eau de Javelle) bleichen und durchsichtig machen. Einige Fragmente von Graptolithen wurden in Gießharz der Firma Voss eingebettet und dann angeschliffen, um die Strukturen des Periderms zu beobachten.

Bei dem zum Teil sehr hellen und zarten Periderm des rezenten Pterobranchiers Rhabdopleura mussten die Strukturen durch Anfärben hervorgehoben werden. Eine Färbung in wässriger Lösung von Lichtgrün SF bei 70°C über etwa 60 Stunden erwies sich als günstig. Die Anfärbung blieb auch bei Aufbewahrung der Stücke in Glyzerin erhalten, was eine Beobachtung von allen Seiten ermöglichte.

Einige angefärbte Fragmente von Rhabdopleura wurden in Giessharz eingegossen und angeschliffen, um die Strukturen des Periderms zu studieren.

Weitere geplante Detail-Untersuchungen konnten aus finanziellen Gründen noch nicht durchgeführt werden.

E DAS PERIDERM VON RHABDOPLEURA

1. Problematik

Nach KOZLOWSKI (1948, 1966) ist Rhabdopleura der nächste lebende Verwandte der fossilen Graptolithen.
Die Weichkörper der Graptolithen sind sehr selten und schlecht erhalten, dagegen kennt man viele Einzelheiten über die widerstandsfähige äussere Hülle, das Periderm. Um eine mögliche enge Verwandtschaft mit Rhabdopleura zu beurteilen, ist daher ein Vergleich der Periderme nötig. Das bei einigen sessilen Graptolithen und bei der rezenten Rhabdopleura vorhandene Stolon-System ist ebenfalls für Vergleiche wichtig, wird in dieser begrenzten Studie jedoch nicht berücksichtigt, ebenso einige andere Merkmale (s. KOZLOWSKI 1948, 1966 und Beklemishev 1969).

In der zoologischen Literatur über Rhabdopleura (s. Literatur-Verzeichnis) ist das Periderm in unterschiedlicher Weise wiedergegeben, sodass kein ganz klares Bild entsteht. Die Gründe hierfür sind die Zartheit der Strukturen, häufige schlechte Erhaltung des Materials

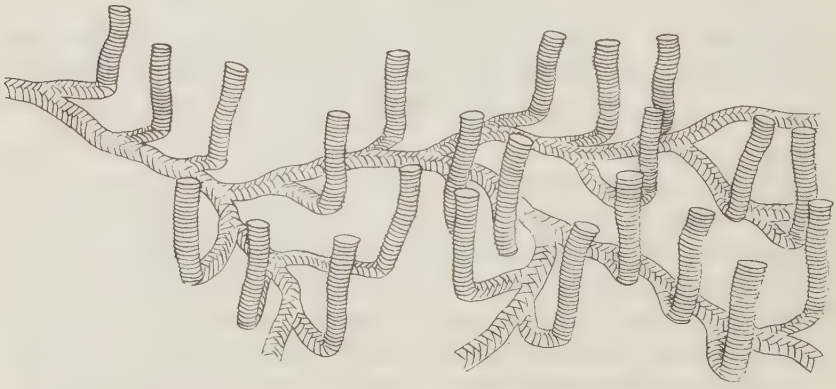


Abb. 1: Kolonie von Rhabdopleura normani. Weichteile, Stolonen und innere Strukturen nicht dargestellt. Wachstumsrichtung von links nach rechts. Länge der Kolonie ca. 20 mm.

und das bevorzugte Studium des Weichkörpers. Daher wurden eigene Untersuchungen vorgenommen. Es standen Rhabdopleura normani und Rhabdopleura compacta zur Verfügung. Rhabdopleura compacta zeigt in der Form der Kolonie und einigen anderen Eigenschaften Anpassungen an spezielle ökologische Bedingungen (s. STEBBING 1970a und DILLY 1973) und kann daher in einigen Punkten nur unter Vorbehalt für Vergleiche mit fossilen Formen herangezogen werden (s. S.20). Abbildung 1 zeigt eine Kolonie von Rhabdopleura normani.

2. Verlauf der Suturen

In diesem Kapitel sollen nur die aussen sichtbaren Suturen von Rhabdopleura gezeigt werden. Die Struktur des Periderms wird im nächsten Kapitel behandelt.

Man muss zwischen den kriechenden und den aufrechten Teilen der Kolonie unterscheiden. Die aufrechten Teile sind annähernd zylindrische Röhren. Die kriechenden Anteile entsprechen längs halbierten Röhren mit angenähert halbkreisförmigem Querschnitt. Der dem Untergrund flach aufliegende Teil des kriechenden Periderms ist eine einfache Membran ohne Suturen. Der gewölbte obere Teil jedoch zeigt einen Wachstumsrhythmus. Es werden abwechselnd nach links und rechts Streifen von Periderm abgesondert. Diese Wachstums-Streifen bei Rhabdopleura werden im folgenden - ebenso wie bei den Graptolithen - Fuselli (Einzahl Fusellus) genannt; die Grenzen zwischen den Wachstums-Streifen werden als Suturen bezeichnet.

Die Wachstums-Streifen bzw. Fuselli der kriechenden Anteile der Kolonie sind nicht exakt senkrecht zur Wachstumsrichtung angeordnet, sondern haben eine kleine Vorwärts-Komponente. Das bewirkt, dass die Suturen nicht im Winkel von 90°, sondern von etwa 110° bzw. 70° zur Wachstumsrichtung stehen. Durch das alter-

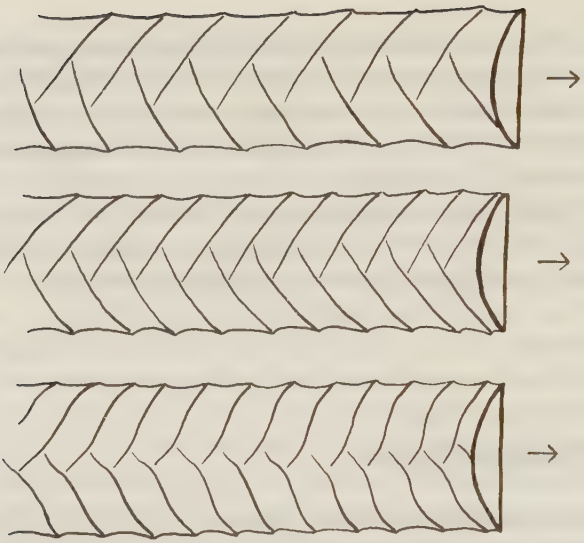


Abb. 2: Suturen des kriechenden Periderms bei Rhabdopleura. Drei schematisch dargestellte Varianten. Die Pfeile zeigen die Wachstumsrichtung an. Vgl. Abb. 1. Länge der Stücke ca. 0,5 mm.

nierend nach links und rechts fortschreitende Wachstum entsteht in der Mitte eine Zickzacknaht (s. Abb. 2).

Die aufrechten Röhren von Rhabdopleura zeigen bei oberflächlicher Betrachtung stark unterschiedliche Suturen gegenüber den kriechenden Partien. Der Wachstums-Rhythmus ist aber derselbe und auch die Strukturen sind ähnlich (s. E3); es liegt offensichtlich der gleiche Mechanismus der Absonderung vor, nur auf andere morphologische Gegebenheiten übertragen. Die Änderung im Verlauf der Sutur erfolgt, sobald das kriechende Periderm in die freistehende aufrechte Röhre übergeht.

Bei grober Betrachtung sieht man an den aufrechten Röhren eine regelmässige Ringelung, wobei jeder Ring-Sutur ein rippenartges Hervortreten des Periderms entspricht. Bei genauerem Hinsehen

erkennt man dann und wann zwischen den ringförmigen Suturen kurze schräge Verbindungen ("schräge Suturen"). Nach Anfärbung der besonders distal oft sehr zarten Röhren sieht man, dass diese schrägen Suturen zwischen allen Ring-Suturen vorhanden sind. Sie sind meist ein wenig nach oben konvex gebogen. Ring-Suturen und schräge Suturen sind die Grenzen der einzelnen Peridermstreifen (Fuselli), sie sind also ein Ausdruck des Wachstums-Rhythmus. Die schrägen Suturen begrenzen den spitzen Beginn eines Peridermstreifens und entsprechen der "Vorwärts-Komponente" der Suturen des kriechenden Periderms (s.o.). Nach 360° trifft jeder Peridermstreifen an der schrägen Sutur wieder auf sich selber.

Die aufeinanderfolgenden schrägen Suturen sind alternierend nach links und rechts gerichtet, die Peridermstreifen (Fuselli) werden also abwechselnd in Linkswindung und Rechtswindung aufgetragen. Dies entspricht den Verhältnissen im kriechenden Anteil des Periderms, wo durch den regelmässigen Ansatz der Peridermstreifen und ihre alternierende Wachstumsrichtung eine regelmässige Zickzacknaht

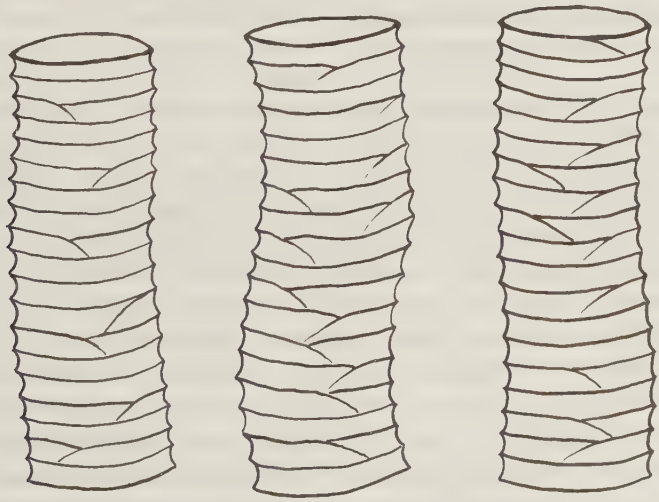


Abb. 3: Aussen sichtbare Suturen der aufrechten Wohnröhren von Rhabdopleura. Schematisch. Vgl. Abb. 1. Die schrägen Suturen zeigen eine Tendenz zu regelmäßiger Anordnung. Höhe der Stücke ca. 0,6 mm.

entsteht. Dort können sich jedoch wegen der flachen Auflage auf dem Untergrund keine vollständigen Ring-Suturen bilden.

Ausnahmen von der alternierenden Orientierung der schrägen Suturen scheinen selten zu sein. Es wurden zwei Fälle beobachtet, in denen zwei gleich orientierte schräge Suturen aufeinanderfolgten.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen im kriechenden Periderm zeigen die schrägen Suturen der aufrechten Röhren von Rhabdopleura keine völlig festgelegte Anordnung übereinander, d.h., das Wachstum der einzelnen Peridermstreifen beginnt nicht immer in der gleichen Position. Der Grund dafür ist vermutlich, daß die regelmäßige mediane Zickzacknaht im kriechenden Teil eine gute Versteifung darstellt; eine regelmäßige Anordnung der schrägen Suturen im röhrenförmigen aufrechten Teil würde jedoch nur eine exzentrische "Zickzacknaht" auf 360° ergeben und könnte nur eine achsiale Partie der Röhre auf Kosten der anderen Anteile versteifen. Außerdem ist möglicher Weise Biegsamkeit und freie Beweglichkeit der relativ weit auseinanderstehenden aufrechten Röhren nützlich. Eine regelmäßige Anordnung der schrägen Suturen übereinander auf den Röhren hätte vermutlich keinen positiven Selektionswert.

Eine Tendenz zur Regelmäßigkeit ist jedoch vorhanden. Es wurden bis zu acht schräge Suturen einer Richtung gefunden, die ziemlich genau übereinander liegen (vgl. Abb. 3). Manchmal sind auch beide Richtungen der schrägen Suturen übereinander angeordnet; es ergibt sich so stellenweise eine "Zickzacknaht", die jedoch von der durchgehenden Zickzacknaht des kriechenden Periderms verschieden ist (s. Abb. 2 und 3). Dieser Fall scheint jedoch etwas seltener zu sein, der zuerst erwähnte Fall wurde häufiger beobachtet.
Diese Tendenz zu einer regelmäßigen Anordnung hat vermutlich keinen positiven Selektionswert. Es handelt sich anscheinend - anthropozentrisch ausgedrückt - um den gelegentlichen Durchbruch einer Verhaltensweise, die das Tier beim Bau des kriechenden Periderms gewohnheitsmäßig und aus gutem Grund ausführt, die hier in den aufrechten Röhren jedoch keinen Sinn hat.

Die frühe Entwicklung der Kolonien wurde von STEBBING (1970b) bei Rhabdopleura compacta studiert: nachdem die ungeschützte Larve sich festgesetzt hat, bildet sie um sich herum eine am Boden abgeflachte geschlossene Blase ohne Suturen. Diese Blase wird nach vorn durchbrochen und das weitere Wachstum beginnt mit der Bildung des normalen kriechenden Periderms mit der Zickzack-Sutur (s.o.). Ein Übergangsstadium existiert nicht.

3. Struktur des Periderms

Die im Lichtmikroskop sichtbaren Wandstrukturen der aufrechten Wohnröhren von Rhabdopleura kann man kurz so charakterisieren: ein innerer glatter Zylinder; ein den inneren glatten Zylinder umhüllender äusserer Zylinder mit ringförmigen Rippen; Verbindungen zwischen beiden Zylindern stellen geschwungene "Kragen" dar, die sich nach proximal (unten) an den inneren Zylinder anschmiegen. Das Zusammentreffen der "Kragen" mit dem äusseren Zylinder bildet die erwähnten ringförmigen Rippen des äusseren Zylinders und die im vorigen Kapitel beschriebenen Suturen (s. Abb. 2-7).

Bei dieser Beschreibung ist der Wachstums-Rhythmus des Periderms nicht berücksichtigt. Ein "Kragen" stellt die obere Wand eines einzelnen Anwachsstreifens (Fusellus) dar. Die schräge Sutur markiert die obere Grenze eines beginnenden Fusellus, sie entspricht dem Kragen.

Da das Periderm verformbar ist, variiert der Abstand der beiden ineinandergestellten Zylinder; in Abhängigkeit davon variiert auch die Ausrichtung des Kragens. Die Ausrichtung des Kragens ihrerseits beeinflußt die Form der äusseren Rippen.

Das Periderm der aufrechten Röhren ist nach distal (oben) zu dünner und zarter als proximal (unten). Bei den äusseren Zylindern

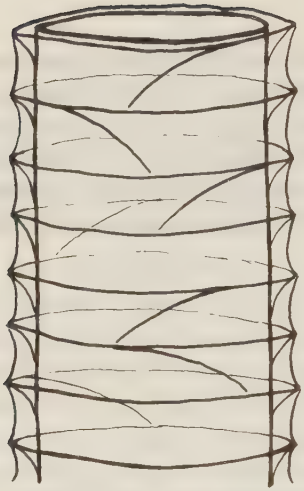


Abb. 4: Optischer Eindruck einer aufrechten Röhre von Rhabdopleura unter dem Mikroskop. Schematisch. Höhe ca. 0,25 mm.

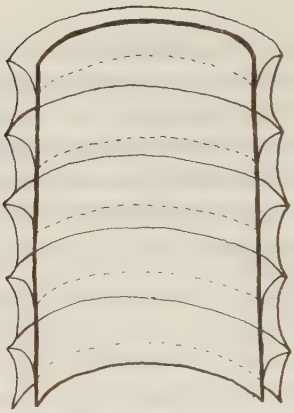


Abb. 5: Schematische Darstellung einer längsgeschnittenen aufrechten Röhre. Schräge Suturen nicht dargestellt. Höhe ca. 0,2 mm.

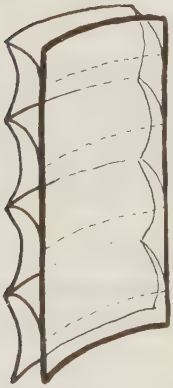


Abb. 6: Schematische Darstellung des Periderms einer aufrechten Röhre.

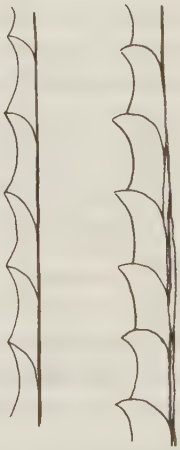


Abb. 7: Zwei Längsschnitte durch das Periderm von aufrechten Röhren. Schematisch.

und den Kragen ist dies wahrscheinlich eine primäre Eigenschaft; der innere Zylinder zeigt jedoch zusätzlich ein sekundäres Dickenwachstum. Dieses sekundäre Dickenwachstum nach innen findet beim Auf- und Abkriechen des Zooids in der Röhre statt (mündliche Mitteilung von A.R.D. STEBBING). Im Gegensatz zu äußerem Zylinder und Kragen sind daher die proximaleren Anteile des inneren Zylinders mehrschichtig (s. Abb. 7, rechts).

Zwischen äußerem und innerem Zylinder liegt nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen eine aus feinen Fasern bestehende Stütz-Substanz (WETZEL 1958, DILLY 1971, URBANEK 1976). Diese Fasern sind im Lichtmikroskop nicht zu erkennen und daher hier nicht dargestellt.

Im Bau der aufrechten Wohnröhren wurden keine Unterschiede zwischen Rhabdopleura compacta und Rhabdopleura normani festgestellt. Gute Darstellungen der Periderm-Struktur der aufrechten Röhren finden sich bei NORMAN (1921), JOHNSTON (1937) und KULICKI (1971, hier bei einer fossilen jurassischen Art).

Die Strukturen des kriechenden Periderms entsprechen in den Grundzügen denen der aufrechten Wohnröhren. Die Abbildungen 8 und 9 stellen Rhabdopleura normani dar. Rhabdopleura compacta hat grundsätzlich die gleiche Struktur, nur sind hier die Abstände zwischen innerer und äußerer Hülle beim kriechenden Periderm größer und damit auch die verbindenden Anteile, die den Kragen der aufrechten Röhren entsprechen. Die Aufblähung der äußeren Hülle bewirkt, daß bei der stark gewundenen Bauweise von Rhabdopleura compacta die einzelnen Windungen sich berühren, was vermutlich ein Vorteil ist. Die gewundene Bauweise und kompakte Form der Kolonie ist wahrscheinlich eine Anpassung an das Leben in leeren Muschelschalen (STEBBING 1970a, DILLY 1973).

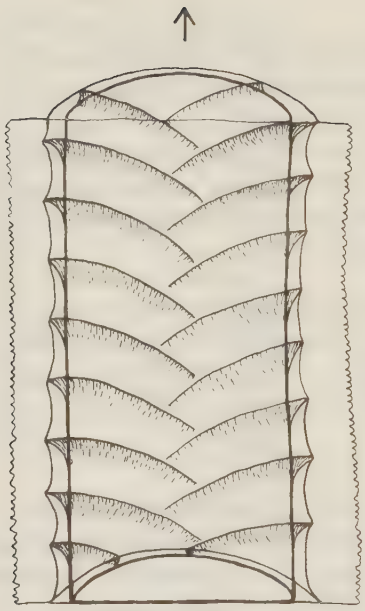


Abb. 8: Schematische Darstellung der Strukturen des kriechenden Periderms. Weiter innen liegende Merkmale - Stolon, Zysten, Septen - sind nicht dargestellt (s. SCHEPOTIEFF 1907a und 1907b). Länge ca. 0,4 mm.

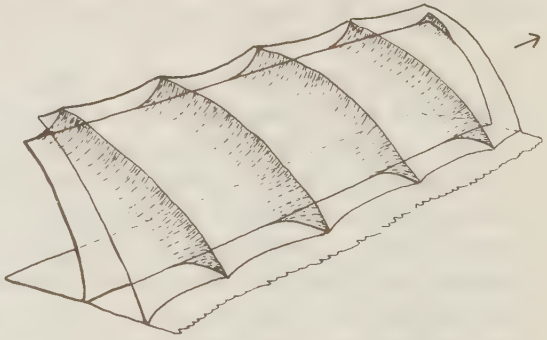


Abb. 9: Schematische Darstellung der Strukturen des kriechenden Periderms am Rand. Vgl. Abb. 7 und 8.

Wegen dieser wahrscheinlichen Zusammenhänge zwischen einer "untypischen" ökologischen Nische, dem Wachstums-Modus und der Struktur des kriechenden Periderms bei Rhabdopleura compacta halte ich in diesem Punkt Rhabdopleura normani für "normaler" bzw. ursprünglicher; das kriechende Periderm von Rhabdopleura normani dürfte daher geeigneter für den Vergleich mit Fossilien sein.

F DIE PRIMITIVE ANORDNUNG DER FUSELLAR-SUTUR EINIGER GRAPTOLITHEN

1. Beschreibung

Die Suturen der meisten Graptolithen verlaufen trotz unterschiedlicher Morphologie und Lebensweise nach ein und demselben Schema. Die Röhren besitzen zwei einander gegenüber liegende Zickzack-Nähte, die Fuselli sind Halbringe und erstrecken sich über 180° (s. Abb. 10); bei den Monograptiden entspricht die Virgula einer der Zickzack-Nähte.

Abb. 10: "Normale" Suturen des Graptolithen-Periderms mit zwei Zickzack-Nähten. Ein Fusellus umfaßt 180°. Schema.

Nur bei einigen wenigen sessilen Graptolithen ist ein abweichender regelhafter Typ der Anordnung der Suturen bekannt. Der wesentliche Unterschied dieser Anordnung besteht darin, daß jeder Fusellus nur eine schräge Sutur besitzt gegenüber zweien bei allen anderen Graptolithen. Das bedeutet, daß ein Fusellus 360° der Röhre umfaßt, nicht 180° wie bei den "normalen" Graptolithen (vgl. Abb. 10 und 11). Ein anderes Charakteristikum dieser abweichenden Anordnung ist, daß die Wachstumsrichtung der übereinander liegenden Fuselli meist alterniert; die aufeinander folgenden schrägen Suturen sind daher abwechselnd nach links und rechts ausgerichtet. Das ist eine Regel;

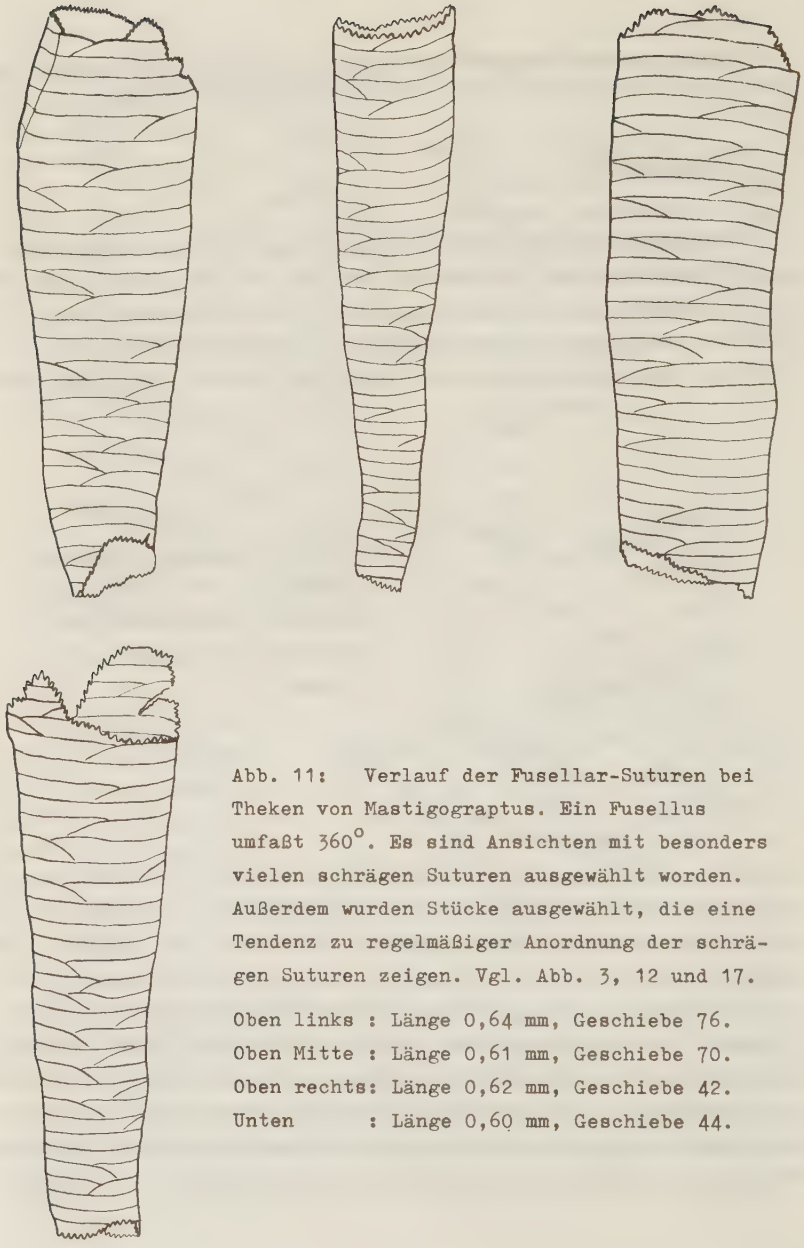


Abb. 11: Verlauf der Fusellar-Suturen bei Theken von Mastigograptus. Ein Fusellus umfaßt 360°. Es sind Ansichten mit besonders vielen schrägen Suturen ausgewählt worden. Außerdem wurden Stücke ausgewählt, die eine Tendenz zu regelmäßiger Anordnung der schrägen Suturen zeigen. Vgl. Abb. 3, 12 und 17.

Oben links : Länge 0,64 mm, Geschiebe 76.
Oben Mitte : Länge 0,61 mm, Geschiebe 70.
Oben rechts: Länge 0,62 mm, Geschiebe 42.
Unten : Länge 0,60 mm, Geschiebe 44.

es gibt Ausnahmen, bei denen die Wachstumsrichtung zweier übereinander liegender Fuselli gleich ist, d.h., die schrägen Suturen zweier übereinander liegender Fuselli zeigen die gleiche Orientierung. Die statistische Häufigkeit dieser Ausnahmen wurde nicht festgestellt.

Ein weiterer Unterschied der Graptolithen mit der abweichenden Sutur-Anordnung zu den übrigen Graptolithen ist, daß die schrägen Suturen nicht streng übereinander angeordnet sind. Es entsteht im allgemeinen keine Zickzacknaht. In vielen Fällen scheint es, als ob die Position der schrägen Suturen völlig zufällig ist. Es kommt aber häufig vor, daß mehrere aufeinander folgende schräge Suturen in der gleichen Position übereinander angeordnet sind. Dadurch kann stellenweise eine Art Zickzacknaht entstehen, die aber von den durchgehenden Zickzacknähten der übrigen Graptolithen verschieden ist (s. Abb. 11, 12). Mindestens ebenso häufig ist der Fall,

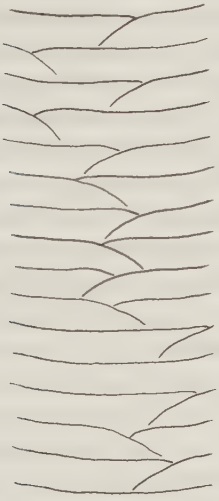


Abb. 12: Besonders deutliche Tendenz zu regelmäßiger Anordnung der schrägen Suturen bei einer Theke von Mastigograptus. Länge 0,55 mm. Geschiebe 1.

daß mehrere gleichgerichtete schräge Suturen in der gleichen Position übereinander angeordnet sind und die entgegengesetzt orientierten schrägen Suturen woanders liegen. Es ist also häufig keine rein statistische Verteilung der schrägen Suturen vorhanden, sondern eine Tendenz zu geregelter Anordnung (vgl. E2, Deutung s. M1).

Die schrägen Suturen sind meist nach oben (distal) konvex. Dadurch ist eine Orientierung auch von kurzen Bruchstücken möglich. Das gilt in den meisten Fällen auch für die schrägen Suturen in den Zickzacknähten der "normalen" Graptolithen.

Die schrägen Suturen sind bei den Graptolithen mit der abweichenden Sutur-Anordnung schlechter sichtbar als die Ring-Suturen; bei manchen Theken sieht man nur wenige der schrägen Suturen, oft gar keine.

2. Bisher bekanntes Material

KOZLOWSKI beschrieb in seiner grundlegenden Arbeit 1948 unter dem Namen Conitubus siculoides isolierte Theken aus dem unteren Ordoviz, die eindeutig den oben beschriebenen abweichenden Sutur-Verlauf haben. Er wies auf die Ähnlichkeit der Suturen mit denen der aufrechten Röhren von Rhabdopleura hin (S. 69). Bei Conitubus siculoides könnte es sich um abgebrochene Theken der Gattung Mastigograptus (s. H1) oder einer nahe verwandten Gattung handeln. Die ebenfalls von KOZLOWSKI in diesem Zusammenhang erwähnten Stolonodendrum und échantillon No. 172 zeigen zwar keine normalen Zickzack-Nähte, haben aber nicht mit Sicherheit den oben dargestellten abweichenden Sutur-Verlauf.
1961 unterschied ANDRES drei morphologisch trennbare Arten mit der abweichenden Sutur-Anordnung aus dem höheren Ordoviz. Die Wuchsform konnte zum Teil geklärt werden. SKEVINGTON (1963) beschrieb Bruchstücke von Graptolithen aus dem unteren Ordoviz von Öland, deren Fuselli komplette Ringe bilden und nur eine schräge Sutur auf 360° besitzen. Es könnte sich dabei um die Gattung Mastigograptus mit abgebrochenen Theken handeln (s. H1). Der gleiche Autor fand an der gleichen Lokalität doppelwandige Röhren ohne Zickzack-Nähte (SKEVINGTON 1965/67, vgl. I1).

KOZLOWSKI (1966) verglich die Suturen einer Theke von Mastigograptus mit den Suturen der aufrechten Röhren von Rhabdopleura. Die von KOZLOWSKI beschriebene Gattung Rhabdopleurites (1967, 1970, vgl. I1) zeigt ebenfalls Fuselli, die sich über 360° erstrecken.

Die von EISENACK (1974) leider nur in Fragmenten vorliegende neu aufgestellte Gattung Micrograptus (s. H2) zeigt den oben beschriebenen abweichenden Typ der Fusellar-Sutur. Das Material stammt aus Geschieben und aus dem Anstehenden des Baltikums; das Alter ist höheres Ordoviz.
Mittelkambrische Graptolithen aus Spanien haben nach SDZUY (1974) vermutlich ebenfalls den abweichenden Sutur-Verlauf.

Frühe ontogenetische Stadien von Tuboidea, die auf die Prosicula folgen, zeigen eine ungeregelte Anordnung der schrägen Suturen und der Fuselli, die sich über mehr als 180° erstrecken (KOZLOWSKI 1971). An Jugendstadien von sessilen Graptolithen aus dem Ostseekalk konnte ich ebenfalls beobachten, daß auf die Spirale der Prosicula eine Zone folgt, in der die Fuselli sich über mehr als 180° erstrecken und in der keine Zickzacknaht vorliegt. Ob hier der oben beschriebene regelhafte Typ der Anordnung mit stets 360° umfassenden Fuselli vorhanden ist, steht nicht fest. Es handelt sich hier eher um eine auf die Prosicula folgende kurze ungeregelte Übergangszone mit unterschiedlich langen Fuselli, die in die regelmäßige "normale" Anordnung mit kurzen Fuselli über 180° und zwei Zickzacknähten übergeht. Eine derartige kurze Übergangszone zeigte KOZLOWSKI 1966 auch bei Dendrograptus communis.

G VERGLEICHE UND FOLGERUNGEN

Der oben dargestellte Verlauf der Fusellar-Suturen einiger Graptolithen und von Rhabdopleurites unterscheidet sich von dem der übrigen Graptolithen (s. Abb. 10 und 11). Er entspricht bis in Details den Suturen der aufrechten Röhre von Rhabdopleura (vgl. Abb. 3 und 11). Besonders Form und Anordnung der schrägen Suturen sind sehr charakteristische Merkmale, die übereinstimmen. Das in beiden Gruppen vorhandene Alternieren der Orientierung der schrägen Suturen und ihre Tendenz zur regelmäßigen Anordnung sind Eigenschaften, die für aufrechte Röhren oder Kelche keinen ersichtlichen Selektionswert besitzen (vgl. M1). Eine enge Verwandtschaft zwischen den Graptolithen mit der oben beschriebenen primitiven Fusellar-Sutur und dem rezenten Pterobranchier Rhabdopleura ist sehr wahrscheinlich.

Der beschriebene abweichende Typ der Fusellar-Sutur erscheint weniger hoch entwickelt als der bei den Graptolithen weitaus häufigere Typ mit zwei Zickzacknähten. Er ist bisher nur bei sessilen Formen bekannt, die als Vorläufer der planktonischen Vertreter gelten. Es ist wahrscheinlich, daß die ältesten bekannten Graptolithen aus dem Kambrium einen derartigen primitiven Verlauf der Suturen hatten (SDZUY 1974, vgl. M2).

In einer phylogenetisch orientierten Systematik sollten die Graptolithen mit dem primitiven Sutur-Verlauf abgetrennt werden. Das bietet jedoch große Schwierigkeiten, weil die Suturen nur bei gut erhaltenen Exemplaren zu erkennen sind. Bei Schiefer-Exemplaren dürfte die Unterscheidung sehr selten möglich sein.

Die Beziehungen der Graptolithen mit der primitiven Fusellar-Sutur zu Rhabdopleura und zu den Graptolithen mit der modernen Fusellar-Sutur werden unter L und M diskutiert. In diesen Kapiteln sind auch die Strukturen des Periderms berücksichtigt.

H GRAPTOLITHEN MIT DER PRIMITIVEN FUSELLAR-SUTUR AUS DEM OSTSEEKALK

1. Mastigograptus

Die Gattung Mastigograptus ist bereits aus dem Kambrium bekannt (RUEDEMANN 1947). Die von RUEDEMANN (1908) abgebildeten Schiefer-Exemplare zeigen die Morphologie von Kolonien verschiedener Spezies, jedoch wenig von den Strukturen. EISENACK (1934) bildete als Achsenskelette gedeutete Fossilreste aus Ostseekalk-Geschieben ab, die vermutlich Stämme (Stolotheken) von Mastigograptus mit erhaltener Basisplatte sind. ANDRES (1961) zeigte den Zusammenhang von zarten Theken und dickwandigen Stämmen (Stolotheken), die meist separat eingebettet werden. Auch bei Conitubus siculoides (KOZLOWSKI 1948) könnte es sich um abgebrochene Theken von Mastigograptus oder einer ähnlichen Gattung handeln.
Die von SKEVINGTON (1963) provisorisch zu den Stolonoidea gestellten Stücke aus dem unteren Ordoviz von Öland könnten Stämme von Mastigograptus ohne die abgebrochenen freien Theken sein (s. F2).

Die zarten braunen Sicula-ähnlichen freien Theken von Mastigograptus erhalten im Gegensatz zum Stamm keine Cortex-Verdikkung und zeigen sehr schön den primitiven Typ des Sutur-Verlaufes (s. Abb. 11). Der Stamm ist - abgesehen von selten erhaltenen Distal-Enden - mit dickem Cortex beschichtet und läßt ohne besondere Maßnahmen keine Fuselli-Grenzen erkennen; daher sind Exemplare mit abgebrochenen freien Theken schwer als Graptolithen zu erkennen.

Manchmal finden sich im Ostseekalk isolierte Theken-Triaden, bei denen auch die Stolothek noch keine Cortex-Auflage besitzt (Abb. 17, 18, 19). An solchen lichtdurchlässigen Stücken kann man ohne technischen Aufwand strukturelle Beobachtungen machen.

Die Ultrastruktur der opaken Stämme mit ihrer dicken Cortex-Auflage wurde von URBANEK & TOWE (1974) studiert.

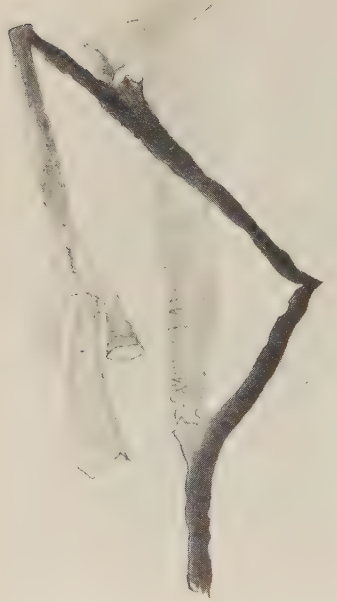


Abb. 13: Bruchstück einer Kolonie mit einigen nicht abgebrochenen Theken. Der Stamm ist an zwei Stellen geknickt. Distal eine typische "Triade". Länge in geknicktem Zustand 1,55 mm. Geschiebe 44.

Abb. 14: Bruchstück mit Resten von einigen freien Theken. Vermutlich hat keine der freien Theken ihre ursprüngliche Länge. Länge 2,9 mm. Geschiebe 44.

Die Stämme sind dichotom oder unregelmäßig monopodial verzweigt (Abb. 16; EISENACK 1934, Abb. 20, 22; RUEDEMANN 1908) und haben manchmal eine basale Aufwuchsplatte (Abb. 15 und EISENACK 1934, Abb. 20, 21, 22). EISENACK (1934) deutet eine gewellte Basisplatte so, daß eine Schale (Brachiopodenschale ?) besiedelt wurde und ihre

Abb. 15: Geknickter Stamm. Die Pfeile weisen auf Theken-Ansatzstellen, an denen die freien Theken abgebrochen sind. Distal eine Verzweigung. Länge in geknicktem Zustand 3,9 mm. Geschiebe 56.

Abb. 16: Stamm mit Basis-Platte. Die Pfeile zeigen auf Bruchstellen von freien Theken. Länge 5,3 mm. Geschiebe 1.

Morphologie auf die Basisplatte durchprägte. In meinem Material von Mastigograptus besitzt ein Stamm eine Basisplatte, die an ihr Unterseite ein feines Punktmuster zeigt. Dieses Muster ist wahrscheinlich der Abdruck einer von Mastigograptus besiedelten Schal oberfläche.

Oft sind an den Stämmen die Stummel der abgebrochenen freien Thek zu sehen. Diese Theken-Ansatzstellen sind meist regelmäßig altern rend links und rechts am Stamm angeordnet; es gibt aber auch Exem plare mit weniger stark betonter bilateraler Symmetrie; entweder

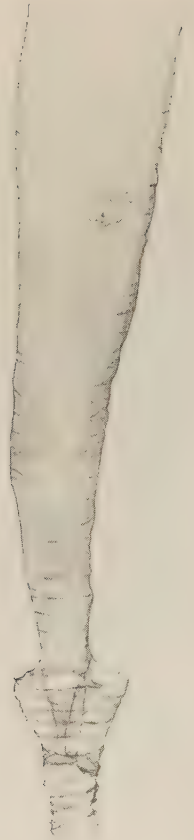


Abb. 17 (links):
Dreier-Gruppe von Theken (Triade). Nur die "mittlere" Theke ist nicht abgebrochen. Länge 0,74 mm. Geschiebe 44.

Abb. 18 (rechts):
Distal-Ende eines Stammes mit durchsichtiger Theken-Ansatzstelle. Die freien Theken sind abgebrochen. Länge 0,8 mm. Geschiebe 44.

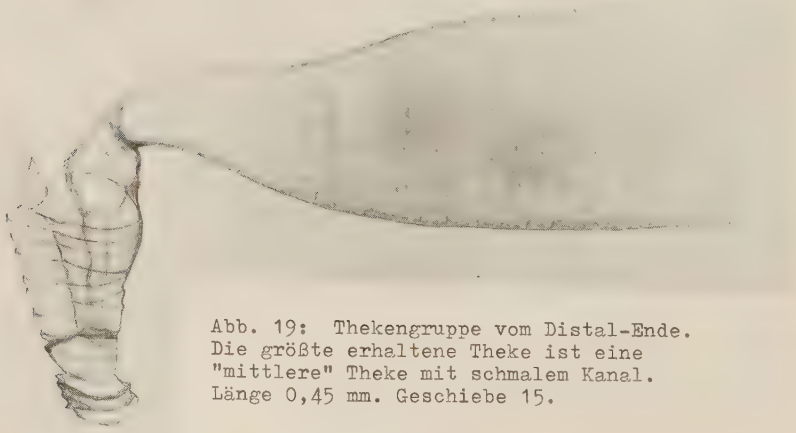


Abb. 19: Thekengruppe vom Distal-Ende. Die größte erhaltene Theke ist eine "mittlere" Theke mit schmalem Kanal. Länge 0,45 mm. Geschiebe 15.

wird die alternierende Anordnung der Theken-Ansatzstellen nicht streng eingehalten oder es handelt sich im Ostseekalk um mehr als eine Spezies von Mastigograptus.

Jede Theken-Ansatzstelle hat zwei röhrenförmige Abzweige, die sich zu den Kelchen der konischen freien Theken erweitern. Die längste gefundene Theke ist 1,96 mm lang. Meist sind die Theken zerbrochen. Die Bruchstellen können an den Fusellar-Nähten und völlig glatt sein, sodaß sie nicht zu erkennen sind. Die ursprüngliche Länge der Theken ist dadurch schwer zu erfassen. Bei adulten Theken scheint sich nach distal hin der Durchmesser nur noch wenig oder gar nicht mehr zu vergrößern.

Grundsätzlich sind zwei freie Theken pro Theken-Ansatzstelle am Stamm vorhanden (die Dreier-Gruppe in Abb. 14, Mitte rechts, dürfte einen Abzweig darstellen), wie auch die isolierten Triaden (Abb. 17, 18, 19) zeigen; die eine der drei Theken jeder Triade ist die Stolothek, entspricht dem Stamm und wird später mit Cortex beschichtet. An dieser Cortex-Beschichtung kann man die Stolotheken bzw. den Stamm in älteren Partien einer Kolonie leicht unterscheiden, nicht jedoch am Distal-Ende, wo noch kein Cortex aufgelagert wurde.

Die beiden freien Theken jeder Theken-Ansatzstelle sind in ihrer äusseren Morphologie nicht zu unterscheiden. Ob regelmäßige Größenunterschiede bestehen, ist nicht klar. Sie unterscheiden sich jedoch im Innenbau an der Theken-Ansatzstelle (s. Abb. 17-20, vgl. auch Micrograptus, Abb. 21). Die symmetrisch liegende freie

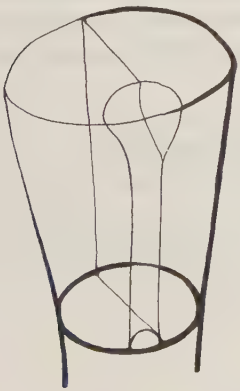


Abb. 20: Schema einer Theken-Ansatzstelle. Der Schnitt (oben) liegt dicht unterhalb der Stelle, wo sich die freien Theken vom Stamm lösen. Vorn der schmale Kanal der "mittleren" Theke, rechts die Stolothek. Vgl. Abb. 17, 18, 19 und 21.

Theke nimmt die eine Hälfte des Stammes unterhalb der Theken-Ansatzstelle ein; die andere Hälfte gehört zur Stolothek. Beide sind durch ein Septum voneinander getrennt. Die zwischen beiden, nicht in der Symmetrieebene liegende "mittlere" freie Theke dagegen besteht innerhalb des Stammes nur aus einem sehr schmalen Kanal, der sich erst kurz vor dem Loslösen der Theke vom Stamm erweitert.

Die beiden außen nicht unterscheidbaren freien Theken zeigen also innerhalb des Stammes Unterschiede. Von einer Benennung der beiden Thekenarten als Autothek und Bithek muss abgesehen werden, solange die relativen Größenverhältnisse nicht geklärt sind. Die "mittlere" der freien Theken könnte den Autotheken bei den Dendroidea entsprechen.
Der Dimorphismus der freien Theken ist bei Mastigograptus auf jeden Fall geringer als bei den Dendroidea und Crustoidea.

Am Distal-Ende einer bereits fertigen Theke kann erneutes Wachstum auftreten (s. Abb. 18, oben rechts). Etwas derartiges zeigten RUEDEMANN bei Mastigograptus tenuiramosus (1908, Tafel 11, Fig. 4), KOZLOWSKI bei Idiotubus (1948, Tafel 18, Fig. 3 und 7, als "rajeunissement" bezeichnet) und EISENACK bei Micrograptus fragilis (1974, Abb. 4 und 6).

Die Fuselli sind an den dünnen Proximal-Enden einer Theke relativ (im Verhältnis zu ihrer Länge) höher als weiter distal; die schrägen Suturen können mehr als 180° umfassen. Die Fusellar-Suturen jeder einzelnen Theke wirken nahe dem Proximal-Ende der Theke bandförmig, weiter nach distal hin nahtförmig. Jede einzelne Theke einer Kolonie zeigt also eine "ontogenetische" Entwicklung.

Die hier beschriebene Spezies hat besonders enge Beziehungen zu Mastigograptus tenuiramosus (s. RUEDEMANN 1908), der auch im gleichen Zeitraum (Caradoc) auftritt. Die kambrische Spezies Mastigograptus macrotheca und andere kambrische Graptolithen sind ihr ebenfalls ähnlich. Die Beziehungen zu den kambrischen Graptolithen werden unter M2 diskutiert.

2. Micrograptus

Der Name Micrograptus wurde von EISENACK (1974) gegeben. EISENACKs Material von Micrograptus stammt aus dem Ordoviz des Baltikums. ANDRES hatte 1961 unter der provisorischen Bezeichnung "Art Nr. 2" Graptolithen-Reste beschrieben, die sehr wahrscheinlich zur gleichen Gattung gehören.
Es handelte sich in beiden Fällen um Fragmente vermutlich sessiler Graptolithen, die die oben beschriebene primitive Anordnung der Fusellar-Sutur besitzen. Der Bauplan von Micrograptus ist sehr ähnlich dem von Mastigograptus (s. H1). Der Unterschied liegt vor allem in der kürzeren Stolothek; Micrograptus hat gedrungenere Stolotheken als Mastigograptus mit seinen schlanken langen Stolotheken. Seine Stolotheken haben wesentlich weniger Cortex-Belag als die von Mastigograptus. Die Kolonien von Micrograptus wurden wahrscheinlich nicht so hoch wie die von Mastigograptus.

Der Bau der Theken-Ansatzregion ist ähnlich wie bei Mastigograptus; die Theken bilden sich in Triaden. Nur ältere Stolotheken können sicher durch ihren Cortex-Belag unterschieden werden. Ein äußerer morphologischer Unterschied Autothek/Bithek ist nicht erkennbar. Wie bei Mastigograptus zeigen die beiden freien Theken jeder Theken-Ansatzstelle jedoch Unterschiede im Innenbau. Die "mittlere" Theke setzt sich auch bei Micrograptus unterhalb der Theken-Ansatzstelle nur in einem sehr schmalen Kanal fort. Die andere freie Theke nimmt dagegen unterhalb der Theken-Ansatzregion ebensoviel Raum ein wie die Stolothek und ist von dieser durch ein Septum getrennt (vgl. Abb. 17-21).

Unter Umständen unterscheiden sich die beiden Typen der freien Theken bei Micrograptus auch in der Ausbildung der Fusellar-Sutur. Am äußersten Proximal-Ende wirken die Suturen aller drei Theken-Typen bandförmig. Die Suturen der "mittleren" Theken mit dem schmalen Kanal scheinen - ganz wie die Theken von Mastigograptus - nach distal zu nahtförmig zu sein, während der andere Typ der freien Theken ebenso wie die Stolothek durchgehend bandförmig

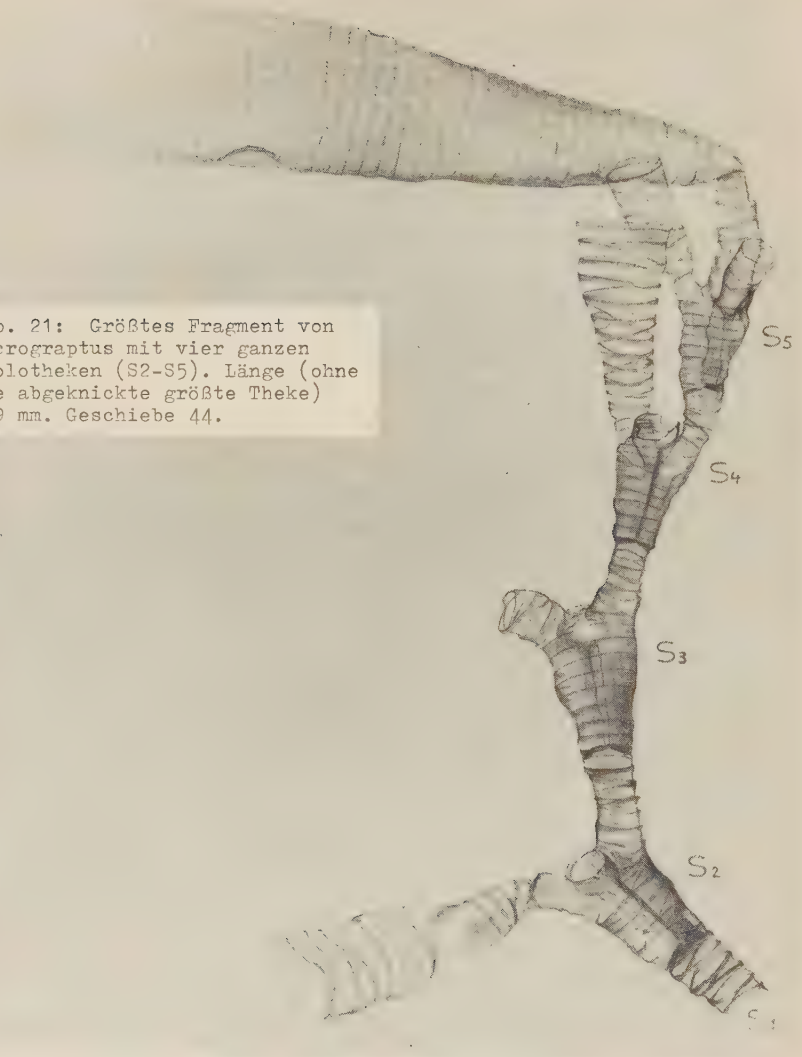


Abb. 21: Größtes Fragment von Micrograptus mit vier ganzen Stolotheken (S2-S5). Länge (ohne die abgeknickte größte Theke) 0,9 mm. Geschiebe 44.

wirkende Suturen hat. Nur der Theken-Typ mit der durchgehend bandförmig wirkenden Sutur läßt sich auch isoliert leicht von Mastigograptus-Theken unterscheiden.

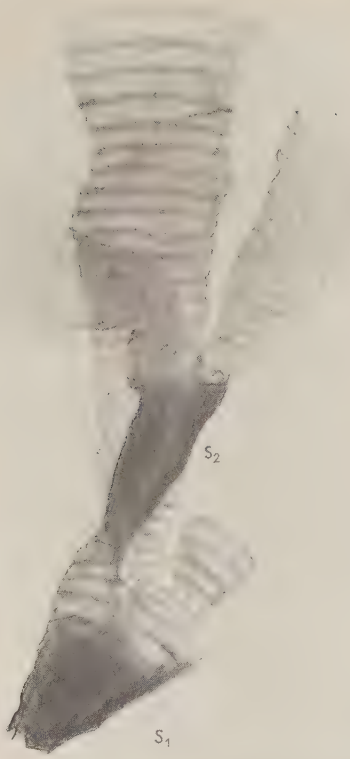


Abb. 22: Fragment von Micrograptus mit zwei Stolotheken (S1 und S2). Länge 0,71 mm. Geschiebe 1.

Beide Typen von freien Theken können recht groß werden. Die größte Theke in Abb. 21 zeigt z.B. nahtförmige Suturen, die größte erhaltene Theke in Abb. 22 durchgehend bandförmige Suturen. Wie bei Mastigograptus sind die Theken selten mit ihrem primären Distal-Ende erhalten und man kann mit dem derzeitigen Wissen nicht sicher Auto- und Bitheken unterscheiden.
Ob der Dimorphismus der paarigen freien Theken in ihrem Innenbau regelhaft verknüpft mit unterschiedlichen Fusellar-Suturen beider Theken-Typen ist, muß an reicherem Material nachgeprüft werden.

Die bilaterale Symmetrie ist vermutlich weniger betont als bei Mastigograptus. Die "mittlere" Theke mit dem schmalen Kanal könnte regelmäßig alternierend auf beiden Seiten der Kolonie angeordnet sein (s. Abb. 21).

Die schrägen Suturen erstrecken sich in den dünnen proximalen Anteilen der konischen Theken oft über mehr als 180° und zeigen spiralige Komponenten (vgl. ANDRES 1961).

I RHABDOPLEURA-ÄHNLICHE FORMEN AUS DEM ORDOVIZ

1. Rhabdopleurites

1961 beschrieb ANDRES aus dem Ostseekalk unter der provisorischen Bezeichnung "Art Nr. 3" röhrenförmige Fragmente, die den oben beschriebenen primitiven Verlauf der Fusellar-Sutur und eine doppelwandige Struktur mit kragenartigen Verbindungen besitzen.
SKEVINGTON (1965/67) fand im unteren Ordoviz von Öland ähnliche Reste. Er stellte fest, daß die innere Wand der Röhren mehrschichtig ist (vgl. bei Rhabdopleura, E3) und verglich dies mit dem schichtigen Cortex der Graptolithen.
KOZLOWSKI (1967 und 1970) konnte viele Fragmente dieser Röhren aus ordovizischen Geschieben bergen. Wegen der Ähnlichkeit der Suturen mit Rhabdopleura gab er ihnen den Namen Rhabdopleurites und stellte sie zu den Pterobranchiern. KOZLOWSKI fand auch Stolonen in den Röhren von Rhabdopleurites.
EISENACK (1976, zur Zeit im Druck) erwähnte ebenfalls derartige Röhren aus dem unteren Ordoviz von Öland.

Hier sollen noch einige ergänzende Beobachtungen an Rhabdopleurites aus dem Ostseekalk mitgeteilt werden: Der Durchmesser der Röhren-Fragmente variiert zwischen 0,25 und 0,35 mm (in unverdrücktem Zustand). Die längste gefundene Röhre mißt 2,5 mm. Es gibt eine ähnliche wesentlich kleinere Spezies mit einem Durchmesser zwischen

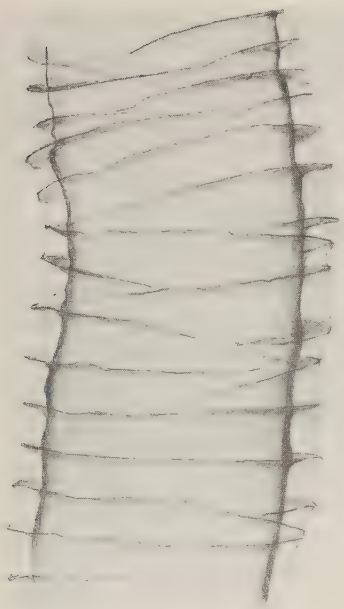
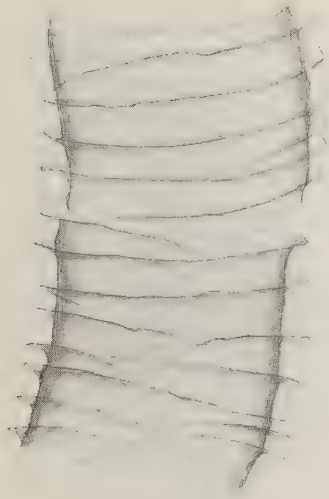
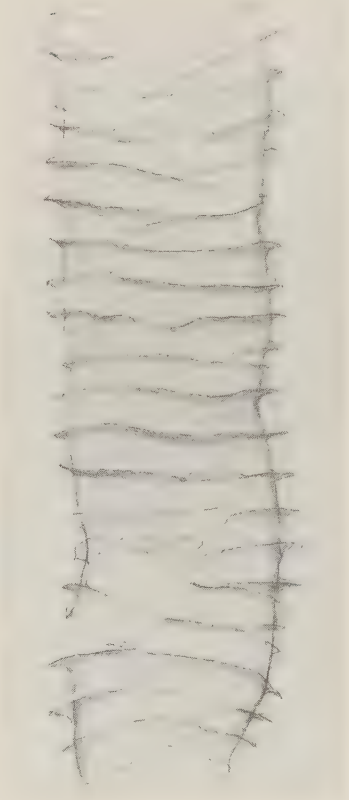


Abb. 23 (links oben):
Fragment einer Röhre von Rhabdopleurites. Wenig verdrücktes Exemplar, das die Struktur des Periderms zeigt. Länge 0,72 mm. Geschiebe 40.

Abb. 24 (links unten):
Wie Abb. 23. Länge 0,55 mm. Geschiebe 8.

Abb. 25 (unten rechts):
Wie Abb. 23 und 24.
Länge 1,04 mm. Geschiebe 40.





0,05 und 0,1 mm, deren größtes Fragment 0,8 mm lang ist. In Geschiebe 70 fanden sich vier kleine Fragmente einer weiteren Spezies mit etwas abweichender Struktur des Periderms (Abb. 26, rechts).
Außer dem Verlauf der Suturen stimmen bei Rhabdopleurites auch die Strukturen des Periderms mit denen von Rhabdopleura überein (s. E3 und Abb. 26). Der innere Zylinder ist meist dicker als der

Abb. 26: Schematischer Längsschnitt durch das Periderm von Rhabdopleurites. Links "normale" Spezies, ca. 0,25 mm Länge. Rechts Spezies mit abweichender Struktur aus Geschiebe 70, Länge ca. 0,5 mm.

äußere und die verbindenden Kragen. Die äußere Rippung ist in der Regel schwächer als bei Rhabdopleura; dies kann jedoch auf die Verdrückung der Fossilien zurückzuführen sein, die sich stark bemerkbar macht: der ursprünglich runde Querschnitt wurde oval oder die Stücke wurden ganz flachgedrückt. Die beiden Wände liegen meist dicht aneinander, die Kragen sind dann nicht zu erkennen; solche Exemplare zeigen meist auch keine äußere Rippung mehr. Die Suturen wirken bandförmig und sind nur nach oben scharf begrenzt (vgl. ANDRES 1961).

Die Ultrastrukturen des Periderms von Rhabdopleurites sind ähnlich denen der rezenten Rhabdopleura, wie URBANEK 1976 zeigen konnte.

Die Verformbarkeit dieser fossilen Fragmente ist erstaunlich groß. Die mit Cortex beschichteten Teile von Graptolithen sind im Vergleich damit in fossilem Zustand steif und spröde, und auch Cortex-freie Partien der Graptolithen - distale Enden, junge Siculae- sind weniger verformbar.

Bei meinem Material liegen in vier Exemplaren der Röhren von Rhabdopleurites Bruchstücke von Stolonen vor. Auch KOZLOWSKI (1970) beschrieb Stolonen, und Abb. 69 bei SKEVINGTON (1965/67) zeigt ebenfalls etwas derartiges. Die Stolonen verzweigen sich oder haben zumindest kürzere Abzweige (kurze Abzweige des sklerotisierten Stolon führen bei Rhabdopleura zu jedem Zooid, s. SCHEPOTIEFF 1907a und 1907b).

Problematisch bleibt das Proximal-Ende dieser Röhren. Bei keinem der genannten Bearbeiter fielen in den entsprechenden Proben Bruchstücke an, die den "kriechenden Partien" dieser Röhren entsprechen könnten, wie sie bei Rhabdopleura vorhanden sind. KOZLOWSKI (1967, 1970) schließt mit Recht, daß wahrscheinlich bei Rhabdopleurites keine kriechenden Partien vorhanden waren. Er vermutet in suturlosen Partien der Röhren - zwei Mal in seinem Material gefunden - die Larvenstadien (Prosiculae). Suturlose Partien am Proximal-Ende von Röhrenbruchstücken sind in drei Fällen auch in meinem Material vorhanden. Etwas derartiges kann jedoch auch durch Zerstörung des äußeren Periderms entstehen, wenn nur die stabilere innere Hülle übrigbleibt (ANDRES 1961).
Ein Bruchstück der "kleinen" Spezies von Rhabdopleurites (s.o.) in meinem Material deutet an, daß das äußerste Proximal-Ende der Röhren eine strukturlose am Untergrund befestigte Blase gewesen sein könnte. Das entspräche den ältesten sessilen Stadien bei der rezenten Rhabdopleura (STEBBING 1970b) und dem sessilen Graptolithen Idiotubus (KOZLOWSKI 1971, s. auch Abb. 27 dieser Arbeit).

Frühe Ontogenie und Bauplan von Rhabdopleurites bleiben noch zu klären. Suturen und Strukturen sprechen eindeutig für enge

Beziehungen zu Rhabdopleura. Wahrscheinlich liegt bei Rhabdopleurites eine Abwandlung des kriechenden Bauplanes von Rhabdopleura zu aufrechtem Wachstum vor, wobei nur das Periderm der Larve Kontakt zum Untergrund hat.

2. Kriechende Formen

KOZLOWSKI beschrieb 1961 einen ordovizischen Pterobranchier, den er Rhabdopleuroides nannte. Rhabdopleuroides zeigt gegenüber der rezenten Rhabdopleura drei Unterschiede: die zooidalen Abzweige sind kriechend und haben dementsprechend die gleichen Suturen mit der Zickzacknaht wie das übrige kriechende Periderm. Der Stolon liegt marginal. Die Enden der zooidalen Abzweige haben zungenartige Fortsätze wie viele Graptolithen. Im Unterschied zu den meisten sessilen Graptolithen fehlt jedoch der Dimorphismus der zooidalen Anteile und vermutlich auch sekundäres Dickenwachstum nach aussen. Die Biegsamkeit des Periderms ist nach KOZLOWSKI auffallend.

Ein Fragment eines weiteren ordovizischen Pterobranchiers nannte KOZLOWSKI (1970) Eorhabdopleura. Bauplan der Kolonie und äußere Suturen scheinen wie bei der rezenten Rhabdopleura zu sein.

Die Crustoidea (KOZLOWSKI 1962) haben ebenfalls einige Merkmale mit Rhabdopleura gemeinsam: ihr Periderm ist kriechend mit aufrechten zooidalen Anteilen. Die kriechende Partie ist sehr ähnlich der von Rhabdopleura und besitzt eine mediane Zickzacknaht. Der Stolon verläuft zentral, das Periderm ist zart und flexibel und hat vermutlich kein sekundäres Dickenwachstum nach außen. Die von KOZLOWSKI beschriebenen Zysten (1962, Fig. 5) sind den "Kapseln" der "dormant buds" bei Rhabdopleura ähnlich (s. STEBBING 1970b, S. 210; die Wand der "Kapseln" ist hier etwas schematisch wiedergegeben; sie ist oft sehr viel dicker als das äußere Periderm).

Die Crustoidea haben jedoch ebenso wie die sessilen Graptolithen einen regelmäßigen Dimorphismus der zooidalen Partien. In den kurzen aufrechten Anteilen der Autotheken besitzen die Crustoidea zwei Zickzacknähte wie ein "normaler" Graptolith. Auch die auffällige morphologische Ausgestaltung der Distal-Enden der Autotheken ist ein "Graptolithen-Merkmal".

Eigene Beobachtungen an Crustoidea aus dem Ostseekalk zeigten, daß das kriechende Periderm nahe der Basis aus zwei relativ weit auseinanderstehenden Hüllen besteht, die durch geschwungene kragenartige Anteile verbunden sind, wobei die "Kragen" die Fusellar-Suturen hervorrufen (wie bei Rhabdopleura, s. E3). Weiter oben liegen äußere und innere Hülle dicht aneinander.

Die Crustoidea zeigen also sowohl Merkmale von Rhabdopleura als auch von Graptolithen.

J ZAHL DER ARME DES WEICHKÖRPERS

Der rezente Pterobranchier Rhabdopleura hat im Gegensatz zu seinem Verwandten Cephalodiscus und zu den Hydroid-Polypen nur zwei Arme. Falls KOZLOWSKIs Annahme einer engen Beziehung zwischen den Graptolithen und Rhabdopleura richtig ist, müßten die Weichkörper der Graptolithen auch nur zwei Arme gehabt haben. Ein Argument dafür ist die Morphologie der Theken-Öffnungen einiger Graptolithen (BULMAN 1970, Fig. 7, S. V22-V24; ERDTMANN 1973, Fig. 3). Auch die paarigen Thekenmundplatten jeder Theke bei einigen Retioliten (EISENACK 1951) sprechen für zwei Arme.

Ein noch deutlicherer Hinweis in dieser Richtung ist meiner Ansicht nach der in Abb. 27 und 28 dargestellte sessile Graptolith. Er ge-

Abb. 27: Kolonie von Idiotubus. Die paarigen Thekenöffnungen deuten auf zweiarmige Zooide. Unten vorn rechts Reste des blasenförmigen Periderms der Larve (vgl. KOZLOWSKI 1971). Höhe 0,62 mm. Geschiebe 64. Zeichnung von P. Berndt.

Abb. 28: Abgebrochenes Thekenende der gleichen Spezies wie in Abb. 27 Die Suturen deuten an, wie die paarigen Theken-Zungen sich am Scheitel vereinigt haben. Höhe 0,42 mm. Geschiebe 15.

hört in die Ordnung Tuboidea. Vermutlich handelt es sich um die Gattung Idiotubus (vgl. KOZLOWSKI 1948 und 1971, Fig. 1-3). Die zwei terminalen Zungen der Thekenöffnung (s. KOZLOWSKI 1971) wachsen bei der hier abgebildeten Spezies in adultem Zustand oben zusammen. Es bleibt nur je eine Öffnung nach links und rechts frei. Das beweist, daß der Weichkörper zwei Arme oder zwei Büschel von Armen hatte.

Das hier abgebildete große Exemplar ist sehr ähnlich den von KOZLOWSKI 1971 abgebildeten Jugendstadien von Idiotubus. Es könnte sich um die gleiche Spezies handeln, bei KOZLOWSKIs jüngeren Exemplaren wäre nur die Vereinigung der beiden Theken-Zungen noch nicht erfolgt. Die Art und Weise der Vereinigung der beiden Theken-Zungen läßt sich teilweise aus den Suturen des Theken-Fragmentes in Abb. 28 entnehmen.

K DIE BILDUNG DES CORTEX

Die sekundäre Verdickung des Gehäuses nach außen bei den Graptolithen, die "Cortex"-Ablagerung, wurde bisher von den meisten Paläontologen als ein Unterschied zwischen den Graptolithen und den Pterobranchiern angesehen. Eine derartige sekundäre Verdickung nach außen gibt es bei Rhabdopleura nicht. Auch KOZLOWSKI (1966, S. 499) und BULMAN (1970 im "Treatise", S. V25 und 1973, S. 13), die eine Verwandtschaft zwischen Graptolithen und Pterobranchiern befürworteten, sahen hierin einen wesentlichen Unterschied. Sie nahmen - ähnlich wie bei den Korallen - ein äußeres weiches Gewebe an, das den Cortex produzierte. Die innere Fusellar-Schicht ist dagegen nach KOZLOWSKI wie bei Rhabdopleura vom Kopfschild der Zooide produziert worden. Manche Autoren, wie z.B. KIRK (1974), sahen in diesem sekundären Dickenwachstum nach außen ein Argument gegen eine Verwandtschaft zwischen Graptolithen und Pterobranchiern.

BEKLEMISHEV (1951) dagegen vermutete, daß die Zooide der Graptolithen nach außen kriechen konnten und den Cortex von außen auftrugen. Ihm wurde von BULMAN (1970, S. V25) entschieden widersprochen. BULMAN nahm als bewiesen an, daß die Zooide der Graptolithen bei Spezies mit besonders engen Theken-Öffnungen nicht herauskriechen konnten und hielt aus diesem Grunde BEKLEMISHEVs Annahme für falsch. Dabei ist meiner Ansicht nach nicht berücksichtigt, daß Größe und Verformbarkeit der Weichkörper unbekannt sind und daß auch das Periderm verformbar gewesen sein kann. Nach MÜLLER (1963, II, 3, S. 563) war das Periderm der Graptolithen verformbar. Ein Herauskriechen der Zooide ist daher meiner Ansicht nach auch bei engen Theken-Öffnungen nicht auszuschließen.

URBANEK (1976) stellte fest, daß die Ultrastrukturen von Cortex und Fusellar-Schicht Übergänge zeigen und auf die gleiche Weise entstanden sein müssen. Er hält es für wahrscheinlich, daß das ganze Gehäuse der Graptolithen aussen und innen mit einem weichen Gewebe bedeckt war, das sowohl Fusellar-Schicht als auch Cortex absonderte. Die Annahme BEKLEMISHEVs - die Zooide kriechen heraus

und sondern den Cortex ebenso wie die Fusellar-Schicht mit dem Kopfschild ab - wird von URBANEK als einzige mögliche Alternative erwähnt (S. 25); er hält diese Möglichkeit jedoch für weit weniger wahrscheinlich.

Meiner Ansicht nach gibt es bei den Graptolithen deutliche Hinweise dafür, daß BEKLEMISHEVs Ansicht richtig ist. Auf der Außenseite von Graptolithen-Gehäusen wurden unregelmäßig verlaufende bandförmige Verdickungen beobachtet (s. Abb. 29, 30, 31). Diese Bänder entsprechen dem Cortex und sind meiner Ansicht nach die Kriechspuren der Zooide. Es ist demnach wahrscheinlich, daß der Cortex ebenso wie die Fusellar-Schicht vom Kopfschild der Zooide gebildet wurde.

Diese Bänder sind schon von anderen Autoren beschrieben und abgebildet worden: KRAFT (1926) bildete als erster die Bänder bei Orthograptus gracilis (früher Diplograptus) aus dem Ostseekalk in sehr guten Zeichnungen und Fotografien ab. KRAFT erkannte, daß es sich um Verdickungen des Periderms handelt und gab den Strukturen den Namen "Chitinverdickungsbänder". Im Text schreibt er jedoch, daß die Bänder auf der Innenseite des Periderms liegen ("Daß diese dunklen Chitinbänder auf der Innenseite der Thekenwandung liegen, kann man mit Leichtigkeit unter dem Mikroskop mit Hilfe der Mikrometerschraube bei stärkerer Vergrößerung feststellen"). Dieser Irrtum unterlief KRAFT vermutlich, weil er mit einem nicht stereoskopischen Mikroskop die Bänder auf den tiefliegenden Teilen der Fuselli zwischen den herausragenden Fusellar-Nähten untersuchte; dort sind die Bänder meist deutlicher zu sehen als an den hervortretenden Fusellar-Nähten (zumindest die randlichen Verdickungen der Bänder sind beim Kreuzen einer Fusellar-Naht schwächer ausgeprägt als in der Depression zwischen den Fusellar-Nähten).

KÜHNE (1955, Abb. 2G) zeichnete Cortex-Strukturen an der Oberfläche von Monograptus dubius, die in der Richtung von der regelmäßigen Fusellar-Struktur abweichen. Es handelt sich vermutlich um eine von den hier beschriebenen Bändern hervorgerufene Struktur, jedoch ist die Darstellung etwas schematisch.

EISENACK (1959, Tafel 23, Abb. 3b, erwähnt auf S. 255) fotografierte die Bänder bei einer Sicula von Orthograptus gracilis und wies auf die Arbeit von KRAFT hin.
URBANEK & TELLER (1974, S. 240) zeigten in Abb. 3A über die Fuselli-Grenzen kreuzende zartere Linien und bemerken dazu: "A number of delicate lines observed on the lobe and crossing the fusellar boundaries might correspond to secondary deposition of certain strips of peridermal material, most probable over the outer surface". In der Legende schreiben URBANEK & TELLER: "feint lines denotes additionally deposited fuselli". Ihre Deutung entspricht also weitgehend der oben gegebenen.

Der von KRAFT (1926) gegebene Name "Chitinverdickungsbänder" kann nicht beibehalten werden, da das Graptolithen-Gehäuse nach neueren Untersuchungen kein Chitin enthält (FOUCART 1964). Im folgenden wird daher der Ausdruck "Cortex-Bänder" oder "Verdickungs-Bänder" benutzt.

Die Cortex-Bänder sind vermutlich ebenso wie die Fuselli von den Kopfschilden der Zooide abgesondert worden. Es bestehen jedoch Unterschiede zwischen beiden in Verlauf, Dicke und Struktur. Die

Abb. 29: Cortex-Bänder nahe dem Distal-Ende eines Diplograptiden. Ausschnitt aus der Peridermoberfläche einer Gymnograptus nahestehenden Spezies mit einer sehr dünnen Fusellar-Schicht und Retiolitesähnlichem Bau. Höhe des Ausschnittes 0,3 mm. Geschiebe 64.

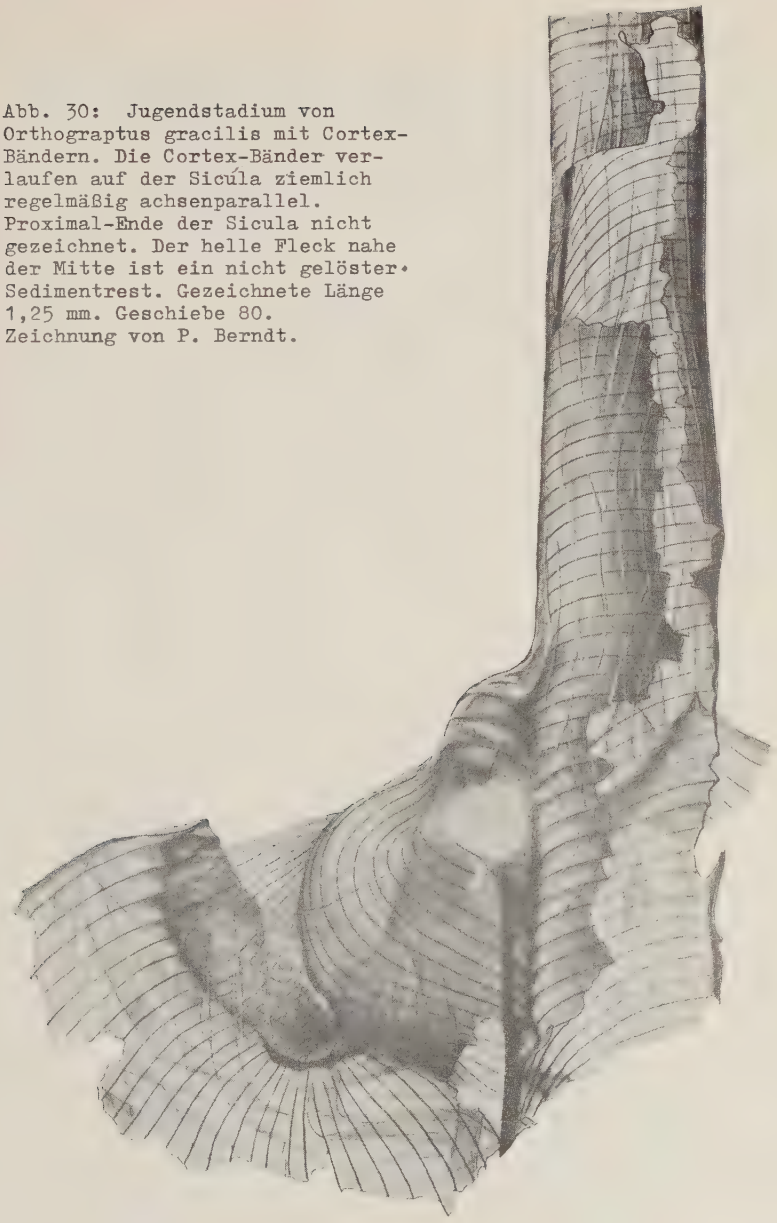


Abb. 30: Jugendstadium von Orthograptus gracilis mit Cortex-Bändern. Die Cortex-Bänder verlaufen auf der Sicula ziemlich regelmäßig achsenparallel. Proximal-Ende der Sicula nicht gezeichnet. Der helle Fleck nahe der Mitte ist ein nicht gelöster Sedimentrest. Gezeichnete Länge 1,25 mm. Geschiebe 80. Zeichnung von P. Berndt.

Cortex-Bänder verlaufen im Gegensatz zu den regelmäßig horizontal angeordneten Fuselli unregelmäßig. Sie sind häufig gebogen, ihre Richtung erscheint oft regellos und sie überkreuzen sich. Erst sehr viele dieser meist kreuz und quer laufenden Cortex-Bänder übereinander ergeben den bei grober Betrachtung einheitlich wirkenden Cortex-Belag auf der Fusellar-Schicht des Graptolithen-Gehäuses.

Am Distal-Ende von Graptolithen sieht man bei Durchlicht oft sehr schön einzelne, noch wenige Bänder unregelmäßig auf den Fuselli liegen (Abb. 29). Die jüngsten Fuselli zeigen häufig noch keine Bänder. Auf den älteren, proximaleren Teilen der Gehäuse ergibt sich wegen der Menge der sich überkreuzenden Bänder ein wirres Bild (s. Abb. 31).
Auf der länglichen Sicula sind die Verdickungs-Bänder nahezu regelmäßig achsenparallel angeordnet (s. Abb. 30). Auch bei der Gattung Corynites, die sehr lange Gehäusepartien ohne Öffnungen hat, verlaufen die Cortex-Bänder ziemlich regelmäßig achsenparallel. Eine mögliche Erklärung dafür ist, daß hier die Zooide längere Wege bei ihren Ausflügen ins Freie zurücklegen mußten. Der relativ gerade Verlauf entspräche einem "zielstrebigen" Kriechen in Richtung auf die schwer erreichbaren Punkte des Gehäuses (oder von ihnen weg, die Richtung kann nicht bestimmt werden). Nur so konnten vermutlich diese von den Theken-Öffnungen entfernten Teile ebenso wie die Theken selbst gleichmäßig verdickt werden.

Dem dürfte entsprechen, daß die Cortex-Bänder bevorzugt auf die Theken-Öffnungen hinlaufen (oder von ihnen weg, s. Abb. 31).

Die Dornen von Siculae und Theken zeigten bisher keine randlichen Grenzen der Cortex-Bänder. Es könnte sein, daß die drüsenbesetzten Teile des Kopfschildes sich ganz um die Dornen herumlegten. Die Cortex-Bänder verlaufen aber bevorzugt in Richtung auf die Dornen zu.

Abb. 31: Dritte bis achte Theke eines Exemplars von Orthograptus gracilis, das mindestens 11 Theken besaß. Ausschnitt. Bei flach einfallendem Licht sind die hervortretenden Ränder der Cortex-Bänder zu sehen. Gezeichnete Länge 2,0 mm. Geschiebe 80. Zeichnung von P. Berndt.

Die Länge der Verdickungs-Bänder ist nie sehr groß; falls sie nicht an den Theken-Öffnungen aufhören, kann man oft Ein- und Aussetzen der Bänder beobachten. Ob die Zooide nach Beendung der Cortex-Sekretion ohne Sekretion weiterkrochen oder am Stiel zurückgezogen wurden, kann nicht gesagt werden. Ebenso wenig kann gesagt werden, ob sie kriechend oder "schwimmend" an den Ort der ersten Sekretion kamen.

Am Distal-Ende von älteren Graptolithen sind die Cortex-Bänder etwa ebenso breit wie die Fuselli. Auf den Siculae und auf den ersten Theken sind die Cortex-Bänder dagegen breiter als die Fuselli. Die Breite (eigentlich Höhe) der Fuselli nimmt von proximal nach distal bei Diplograptiden stark zu, die Breite der Cortex-Bänder nimmt dagegen gar nicht oder relativ weniger zu. Das könnte darauf zurückzuführen sein, daß die Cortex-Bänder stets von adulten, die früher abgeschiedenen Fuselli aber auch von iuvenilen Zooiden stammen.

Die Dicke eines Cortex-Bandes ist geringer als die eines Fusellus. Die seitlichen Begrenzungen eines Cortex-Bandes sind schwächer sichtbar als die eines Fusellus (als die Fusellar-Suturen). Vermutlich beherrschten die Zooide der Graptolithen zwei "Modifikationen" der Periderm-Absonderung.

Die Ultrastrukturen des Graptolithen-Periderms sind in jüngerer Zeit mehrfach studiert worden: WETZEL 1958; KRAATZ 1962, 1968; BERRY & TAGAKI 1970, 1971, 1973; BERRY 1974; TOWE & URBANEK 1974; URBANEK & RICKARDS 1974; URBANEK & TOWE 1974, 1975; URBANEK 1976. Nach diesen Untersuchungen sind Fusellar-Schicht und Cortex unterschiedlich gebaut, aber ihre Komponenten sind ähnlich. URBANEK wies auf Übergänge zwischen beiden Struktur-Typen hin und folgerte, daß beides von demselben Gewebe oder Körperteil der Tiere abgeschieden worden ist (1976, S. 23/24).

Die hier beschriebenen Cortex-Bänder sind in den Abbildungen der oben zitierten Arbeiten nicht eindeutig zu erkennen. Es sind orientierte Schnitte durch einzelne Cortex-Bänder auf der Fusellar-Schicht am Distalende von Diplograptiden aus dem Ostseekalk geplant; auf diese Weise soll eine klare Differenzierung der beiden Struktur-Typen erzielt werden.

Die Cortex-Bänder sind auf dünnen, transparenten Distal-Enden von Graptolithen am besten bei Durchlicht zu sehen; hier sind die noch nicht so zahlreichen Bänder manchmal gut zu verfolgen. In den proximaleren Teilen älterer Exemplare mit dickem Cortex und vielen sich überkreuzenden Bändern lassen sich einzelne Bänder schlecht verfolgen. Man sieht nur die randlichen Grenzen der Bänder (s. Abb. 31), die wie die Fusellar-Nähte etwas - aber weniger -. hervortreten. Diese randlichen Begrenzungen der Bänder sieht man am besten bei sehr flach einfallendem Licht und bei reinem Auflicht.

Die Verdickungs-Bänder wurden bisher gefunden bei Orthograptus gracilis (aus mehreren Geschieben), Climacograptus sp., Dicranograptus sp., bei zwei einander ähnlichen Gymnograptus nahestehenden Spezies und bei einem weiteren nicht bestimmten Diplograptiden. Prof. W.G. KÜHNE fand den Verdickungsbändern entsprechende Strukturen bei Corynites. Das gesamte Material stammt aus dem Ostseekalk.

Nicht in allen Ostseekalk-Geschieben ist die Erhaltung so gut, daß man die Cortex-Bänder an der Oberfläche der Graptolithen-Gehäuse erkennen kann. Es gelang bei den bisherigen geringen Erfahrungen nicht, besonders feine Struktur-Erhaltung mit lithologischen Varianten der Ostseekalke in Verbindung zu bringen.

Undeutlich erkennbar sind Cortex-Bänder bei je einem Exemplar von Monograptus haupti, Monograptus chimaera und bei dem von KÜHNE (1955) in Abb. 9a dargestellten Exemplar von Monograptus bohemicus. Dieses Material stammt aus Geschieben des "grauen

Graptolithen-Gesteins" und wird im Naturkunde-Museum in Ost-Berlin aufbewahrt.

Die Cortex-Bänder wurden bisher nur bei planktonischen Graptolithen (Graptoloidea) beobachtet (s.o.). Bei sessilen Graptolithen wurden sie bisher nicht nachgewiesen. Es kann sein, daß in einigen Gruppen der Graptoloidea oder bei allen Graptoloidea die Randbegrenzungen der Cortex-Bänder relativ stark verdickt werden und daß die Bänder erst dadurch sichtbar werden. Bei den Graptoloidea springen auch die Fusellar-Nähte - die den Randbegrenzungen der Cortex-Bänder entsprechen müssten - meist stärker hervor als bei sessilen Graptolithen.

Eine sekundäre Verdickung des Gehäuses nach außen findet bei der rezenten Rhabdopleura nicht statt. Dagegen verdicken die Zooide von Rhabdopleura ihre Röhren nach innen beim Auf- und Abkriechen in den Röhren (mündliche Mitteilung von A.R.D. STEBBING, vgl. E3). Dazu ist zu erwähnen, daß bei Graptolithen sekundäre Verdickung nach innen ("Endocortex") neuerdings durch URBANEK (1976) nachgewiesen ist. Cephalodiscus, der andere wichtige rezente Vertreter der Pterobranchier, lagert beim Herumkriechen sowohl außen als auch innen sekundäres Material mit dem Kopfschild ab (ANDERSSON 1907).

Daß Rhabdopleura ihr Periderm innen wenig und außen gar nicht verdickt, dürfte mit ihrem geringen Höhenwachstum zusammenhängen.

Die bei den Graptolithen vermutete Methode der sekundären Gehäuse-Verdickung (s.o.) ist also bei den rezenten Pterobranchiern vorhanden. Wenn die oben gegebene Hypothese richtig ist, spricht die Ablagerung des Cortex nicht gegen eine Verwandtschaft zwischen Pterobranchiern und Graptolithen, sondern eher dafür.

Da die Art und Weise der Cortex-Ablagerung für die systematische Einstufung der Graptolithen wichtig ist, sollte versucht werden, die hier gegebene Deutung an anderem Material zu bestätigen oder zu widerlegen.

L FOLGERUNGEN ZU DEN VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN

Der Wachstumsmodus ist bei den aufrechten Röhren der rezenten Rhabdopleura und bei den primitiven Graptolithen Mastigograptus und Micrograptus der gleiche. Die Fuselli wachsen in beiden Fällen alternierend nach links und rechts. Auch die angedeutete Tendenz zu einer regelmäßigen Anordnung der schrägen Suturen stimmt überein (vgl. E2 und F1, Deutung s. M1). Diese Übereinstimmung wiegt meiner Ansicht nach besonders schwer, weil für diese Sutur-Anordnung kein positiver Selektionswert ersichtlich ist. Eine enge Verwandtschaft zwischen Rhabdopleura und diesen primitiven Graptolithen ist sehr wahrscheinlich.

Noch enger sind die Beziehungen zwischen Rhabdopleura und Rhabdopleurites. Hier stimmen außer dem Wachstumsmodus auch die Strukturen des Periderms überein (vgl. E2 und E3 mit I1). Auch Stolonen wurden bei Rhabdopleurites gefunden. Obwohl über Morphologie und Jugendstadien wenig bekannt ist, erscheint die Einordnung bei den Pterobranchiern (KOZLOWSKI 1967 und 1970) berechtigt.

Die engen Beziehungen zu Rhabdopleura gelten jedoch nur für die wenigen bisher bekannten Formen mit der primitiven Sutur-Anordnung. Die Zickzacknähte der normalen Graptolithen und die Zickzacknaht im kriechenden Anteil von Rhabdopleura sind nicht ganz so charakteristische Merkmale. Die Zickzacknähte haben vermutlich eine versteifende Funktion und könnten in genetisch nicht näher verwandten Gruppen ähnlich entwickelt worden sein. Ähnliche Suturen gibt es in anderen Tiergruppen (z.B. bei Anneliden, Conularien). Hier müssen jedoch auch die übrigen Argumente von KOZLOWSKI (1948, 1966) und von BEKLEMISHEV (1969) berücksichtigt werden.

Für eine Verwandtschaft aller Graptolithen mit Rhabdopleura spricht meiner Ansicht nach besonders die Merkmals-Kombination der Crustoidea (s. I2). Hier sind typische Graptolithen-Merkmale (Theken-Dimorphismus, zwei Zickzacknähte in aufrechten Partien, Ausgestaltung der Theken-Mündung) mit Merkmalen von Rhabdopleura (Suturen und Strukturen des kriechenden Periderms, keine sekundäre Verdickung nach außen, Zysten, kriechende Kolonien) kombiniert.

Die Unterschiede zwischen den Suturen der "normalen" Graptolithen und denen von Rhabdopleura lassen sich durch Evolutionsschritte erklären. Die Zickzacknähte der Graptolithen können sich sowohl aus der Zickzack-Sutur eines Rhabdopleura-artigen Tieres als auch über die primitive Anordnung der Fusellar-Sutur entwickelt haben (s. M3). Daß sich die Strukturen des Graptolithen-Periderms von einem Rhabdopleura-ähnlichen Struktur-Typ ableiten lassen, wird unter M4 erörtert.

Die sekundäre Ablagerung des Cortex auf der Fusellar-Schicht wurde bisher als ein wesentlicher Unterschied zwischen Graptolithen und Pterobranchiern angesehen (s. K). Wenn die im vorigen Kapitel aufgestellte Hypothese richtig ist, spricht der Cortex eher für eine Verwandtschaft.

Die Morphologie der Theken-Mündungen einiger Graptolithen spricht für zweiarmige Zooide (J). Von den Pterobranchiern ist nur Rhabdopleura zweiarmig.

M FOLGERUNGEN ZUR FRÜHEN STAMMESGESCHICHTE

1. Kriechende Vorläufer

Bei Rhabdopleura ist die Beziehung der Suturen der aufrechten Röhren zu den Suturen der kriechenden Anteile des Periderms offensichtlich (s. E2). Die alternierende Orientierung der schrägen Suturen der Anwachsstreifen (Fuselli) der aufrechten Röhre entspricht dem in der Richtung alternierenden Wachstum und der daraus resultierenden Zickzacknaht im kriechenden Anteil. Auch die Tendenz, die schrägen Suturen der aufrechten Röhre nicht völlig regellos, sondern bevorzugt übereinander anzuordnen, dürfte der regelmäßigen Anordnung der Suturen im kriechenden Anteil entsprechen. Im kriechenden Anteil liegt vermutlich der adaptive Sinn dieser Anordnung, die mediane Zickzacknaht ist eine gute Versteifung. Das Tier überträgt Verhaltensweisen, die nur beim Bau der kriechenden Anteile einen positiven Selektionswert haben, teilweise auf den Bau der aufrechten Röhren (s. E2). Dort sind diese Merkmale vermutlich gegenüber der Selektion neutral und können mitgeschleppt werden.

Der primitive Sutur-Verlauf bei Mastigograptus, Micrograptus und Rhabdopleurites entspricht völlig dem der aufrechten Röhren von Rhabdopleura. Die Wachstumsrichtung der Fuselli alterniert. Auch die Tendenz zur regelmäßigen Anordnung der schrägen Suturen ist vorhanden (s. F1). Da diese Gattungen keine kriechenden Anteile haben, ist hier ein adaptiver Sinn dieser Anordnung der schrägen Suturen nicht ersichtlich. Ich nehme an, daß diese Merkmale von einem Vorläufer übernommen wurden, der kriechende Periderm-Anteile besaß.

Diese Folgerung entspricht der Ansicht von KOZLOWSKI (1961, S. 12; 1970). KOZLOWSKI hält Rhabdopleura für weniger spezialisiert und primitiver als die Graptolithen. Rhabdopleura-artige Tiere könnten nach KOZLOWSKI die Vorläufer der Graptolithen gewesen sein.

2. Die ältesten Graptolithen

Die Gattung Mastigograptus ist bereits aus dem Kambrium bekannt (RUEDEMANN 1908, 1947). Auch mit anderen kambrischen Graptolithen haben die oben beschriebenen sessilen ordovizischen Graptolithen Mastigograptus und Micrograptus morphologische Merkmale gemeinsam: die kambrischen Formen besitzen meist lange, annähernd konische freie Theken, die in spitzem Winkel zum Stamm stehen. In mehreren Fällen sind diese freien Theken alternierend links und rechts angeordnet; die Stolotheken sind meist schlank, die Kolonien hochwüchsig. Ein Dimorphismus der freien Theken ist meist nicht zu erkennen (s. SDZUY 1974 und M5). Diese kambrischen Graptolithen wurden beschrieben von CHAPMAN 1919; CHAPMAN & THOMAS 1936; THOMAS & HENDERSON 1945; RUEDEMANN 1947; OBUT 1964, 1974; BULMAN 1970; QUILTY 1971; SDZUY 1974.

Die Zuordnung der meisten dieser Formen war lange Zeit umstritten. SDZUY (1974) konnte an einem Stück neben ringförmigen Fusellar-Suturen auch drei schräge Suturen nachweisen. Diese schrägen Suturen sprechen für eine Zugehörigkeit zu den Graptolithen. Die ringförmigen Suturen alleine sind dagegen weniger typisch; ringförmige Anwachsstreifung gibt es auch in anderen Gruppen, ringförmige morphologische Elemente gibt es z.B. an den Kelchen von rezenten Hydroidpolypen.

SDZUY vermutet, daß die Fusellar-Sutur seiner kambrischen Graptolithen dem primitiven Sutur-Typ von Mastigograptus aus dem Ordoviz (s. F und ANDRES 1961) entspricht. Wenn das zutrifft - die beobachteten schrägen Suturen sprechen dafür - wären die ordovizischen Vertreter Mastigograptus und Micrograptus kaum veränderte Nachkömmlinge der kambrischen Graptolithen. Sie haben vermutlich unabhängig von der Entwicklung der moderneren Graptolithen im Ordoviz weiter existiert.

Daß kambrische Graptolithen heute vorliegen, kambrische Rhabdopleura-Verwandte und die vermutlich daraus entwickelten ersten Übergangs-Stadien zu den Graptolithen (s. M3, M4) aber noch nicht,

ist erklärlich. Die Erhaltung der bisher bekannten kambrischen Graptolithen-Faunen ist nicht so gut wie die der chemisch aus Kalk oder Silex herausgelösten ordovizischen und silurischen Faunen. Gelingt es, aus dem Kambrium entsprechende geeignete Gesteine zu finden und aufzulösen, könnten auch die vermutlich Cortex-losen (s. M4) zarten Periderme der Graptolithen-Vorläufer gefunden werden. An einem solchen Material wären auch die bereits bekannten kambrischen Graptolithen an Hand ihrer Feinstruktur besser einzuordnen. Vor allem die schrägen Suturen und der Innenbau der Theken-Ansatzregion (Dimorphismus der freien Theken? S. M5) sind hierfür wichtig.

3. Suturen des Periderms

Wie unter M2 ausgeführt wurde, haben vermutlich die ältesten bekannten Graptolithen den unter F1 beschriebenen primitiven Typ der Fusellar-Sutur. Daß diese Suturen denen der aufrechten Röhre von Rhabdopleura (E2) entsprechen, wurde ebenfalls gesagt (G). Außerdem wurde abgeleitet, daß kriechende Rhabdopleura-artige Formen vermutlich die Vorläufer der Graptolithen mit der primitiven Fusellar-Sutur waren (M1).

Nicht erklärt werden kann hier die stammesgeschichtliche Entwicklung zu der großen Menge der Graptolithen mit der "modernen" Fusellar-Sutur (zwei Zickzacknähte, s. Abb. 10 und G). Die Zickzacknähte könnten sich direkt von der Zickzacknaht des kriechenden Periderms eines Rhabdopleura-artigen Vorläufers ableiten. Die Crustoidea mit ihrem Merkmals-Mosaik (s. I2) wären auf einem Übergangsstadium stehengeblieben. Dann müßte die Entwicklung mindestens diphyletisch verlaufen sein; die Gruppe der Graptolithen mit der primitiven Fusellar-Sutur ohne Zickzacknähte

wäre eine blind endende Sonder-Entwicklung, die wie die übrigen Graptolithen von Rhabdopleura-artigen Vorläufern abstammt.

Die andere Möglichkeit ist eine indirekte Entwicklung von kriechenden Rhabdopleura-ähnlichen Vorläufern über aufrechte Mastigograptus-artige Formen mit der primitiven Sutur-Anordnung zu den Graptolithen mit der modernen Sutur-Anordnung. Eine Entwicklung von der unregelmäßigen primitiven Sutur-Anordnung mit nur einer schrägen Sutur zu der modernen Sutur mit zwei Zickzacknähten ist möglich. Der Übergang ist durch eine einzige Mutation denkbar.

In dieses Entwicklungs-Schema lassen sich jedoch die Crustoidea (s. I2) schlecht einordnen.

4. Struktur des Periderms

In jüngerer Zeit sind die Ultrastrukturen des Periderms der Graptolithen und auch der Pterobranchier mehrfach untersucht worden (Graptolithen: WETZEL 1958; KRAATZ 1962, 1968; BERRY & TAGAKI 1970, 1971, 1973; BERRY 1974; TOWE & URBANEK 1974; URBANEK & RICKARDS 1974; URBANEK & TOWE 1974, 1975; URBANEK 1976. Pterobranchier: WETZEL 1958; DILLY 1971; URBANEK 1976).

Die Ultrastrukturen des Periderms von Rhabdopleura und der nach KOZLOWSKI homologen Fusellar-Schicht der Graptolithen zeigen Unterschiede: die stützenden Fasern im Inneren des Periderms sind bei Rhabdopleura kleiner und nicht untereinander verbunden wie bei den Graptolithen. URBANEK (1976) hält daher eine enge Verwandtschaft zwischen Graptolithen und Pterobranchiern für unwahrscheinlich.

Meiner Ansicht nach können die ultrastrukturellen Unterschiede zwischen Rhabdopleura und den Graptolithen mit der unterschiedli-

chen Morphologie der Kolonien Zusammenhängen. Die Graptolithen mußten wegen ihrer hohen Kolonien ein robusteres und steiferes Periderm entwickeln als die kriechende Rhabdopleura mit ihrem biegsamen Periderm. Die unterschiedliche Ultrastruktur der Fuselli und die bei Rhabdopleura fehlende sekundäre äußere Ablagerung von Cortex hängen wahrscheinlich mit dem Höhenwachstum der Graptolithen zusammen.

In M1 wurde abgeleitet, daß die aufrecht wachsenden Arten mit der primitiven Fusellar-Sutur (Mastigograptus, Micrograptus und Rhabdopleurites) von kriechenden Vorläufern abstammen. Rhabdopleurites (ohne äußeren Cortex) und Micrograptus (wenig Cortex) sind gute Modelle für den Übergang von kriechendem zu bäumchenförmigem Wachstum der Kolonien. Mastigograptus ist schon etwas weiter in Richtung auf die "normalen" sessilen Graptolithen hin entwickelt. Eine hypothetische Reihe Rhabdopleura - Rhabdopleurites - Micrograptus - Mastigograptus - Dendroidea könnte die fortschreitende Anpassung an höhere Kolonien widerspiegeln.

Bei Mastigograptus mit seinem ungewöhnlich dicken Cortex-Belag am Stamm sind bereits sehr große aufrechte Kolonien möglich (RUEDEMANN 1908, 1947). Die konischen freien Theken jedoch erhielten keinen Cortex-Belag und brachen an ihrer dünnsten Stelle - dicht am Stamm - häufig ab, weil die Fusellar-Schicht nicht so biegsam ist wie das Periderm von Rhabdopleura und Rhabdopleurites. Falls die Entwicklung zu den übrigen Graptolithen über Mastigograptus-artige Formen ging (s. M3), setzte eine Selektion auf nicht konische, kürzere Theken mit Cortex-Bedeckung ein, wie sie die Dendroidea besitzen. Der hier erreichte Organisationsgrad der Periderm-Struktur mit relativ dickem Cortex wurde im wesentlichen beibehalten. Bei den planktonischen Graptolithen wurde wahrscheinlich im Mittel die Dicke der Cortex-Auflage verringert, um das Schweben zu erleichtern; einen besonderen Weg in dieser Richtung

schlagen die Retiolites-artigen Graptolithen ein, die das Periderm zu einer Art Netz reduzierten.

Es ist wahrscheinlich, daß im Zusammenhang mit dem Übergang von kriechenden oder niedrigwüchsigen Formen zu hochwüchsigen die sekundäre Verdickung des Periderms (der Cortex) mehrfach und unabhängig voneinander entwickelt wurde.

5. Dimorphismus

Unter Paläontologen wenig bekannt ist die Beobachtung, daß die aufrechten Röhren von Rhabdopleura normani einen Geschlechts-Dimorphismus zeigen (BURDON-JONES 1957). Die von Weibchen bewohnten Röhren sind etwas länger und zeigen eine spiralige Einrollung. Das Verhältnis von Weibchen zu Männchen ist nach BURDON-JONES etwa 1:30.

Bei der Mehrzahl der sessilen Graptolithen ist ein Dimorphismus der freien Theken vorhanden, der als Geschlechts-Dimorphismus gedeutet wird. Die "Autotheken" sind größer als die "Bitheken". Beide sind leicht unterscheidbar und regelmäßig im Verhältnis 1:1 vorhanden. Die planktonischen Graptolithen haben diesen Dimorphismus der Theken vermutlich sekundär verloren.

Bei den oben beschriebenen primitiven sessilen Graptolithen Mastigograptus und Micrograptus ist ein regelmäßiger Dimorphismus der freien Theken nur im Innenbau zu erkennen, nicht jedoch in Größe und Morphologie. Bei Micrograptus besteht unter Umständen auch ein Unterschied in der Ausbildung der Suturen. Auto- und Bitheken können bei Mastigograptus und Micrograptus nicht eindeutig definiert werden.

Die typischen kambrischen Graptolithen zeigen im allgemeinen überhaupt keinen Dimorphismus der freien Theken. Es lassen sich meist nur Stolotheken (Stamm) und freie Theken unterscheiden; OBUT prägte für diese Gruppe daher den Namen Dithecoidea (1964). Bei den Siberiograptiden (ab Oberkambrium) könnte jedoch nach OBUT eine Differenzierung in Auto- und Bitheken vorliegen (s. SDZUY 1974, S. 119; die Original-Literatur lag mir nicht vor). Auch bei Archaeodendrum bulmani mit Dreiergruppen von freien Theken könnte eine Differenzierung der jeweils obersten Theke einer Dreiergruppe vorhanden sein (OBUT 1974).

Da die kambrischen Graptolithen meist aus Schiefern stammen und ihre Erhaltung daher relativ schlecht ist, kann man bei ihnen einen "versteckten" Dimorphismus wie bei Mastigograptus und Micrograptus nicht ausschließen. Die Frage des Dimorphismus bei den kambrischen Graptolithen wurde von SDZUY (1974) diskutiert.

An dem bisher gefundenen Schiefer-Material dürfte nicht zu klären sein, ob bei den meisten kambrischen Graptolithen gar kein Dimorphismus oder ein "versteckter" Dimorphismus der freien Theken vorliegt. Im ersten Falle wären die oben beschriebenen Verhältnisse bei Mastigograptus und Micrograptus bis ins Ordoviz erhalten gebliebene Übergangsstadien zu den normalen sessilen Graptolithen (SDZUY 1974).

6. Primitive Merkmale

Aus dem bisher gesagten geht hervor, daß die in F1 beschriebene primitive Anordnung der Fusellar-Sutur ein altertümliches Merkmal sein dürfte. Das gleiche gilt für die kriechende Lebensweise, die jedoch alleine für eine genetisch ausgerichtete Einordnung kein sehr wertvolles Merkmal ist; es können sich sekundär aus aufrechten Formen wieder kriechende entwickelt haben.

Als weitere primitive Merkmale ergeben sich aus den vorigen Kapiteln: lange kelchförmige Theken oder zylindrische Röhren, einfache runde Theken-Öffnungen, kein Cortex oder Cortex nur am Stamm, kein oder schwacher Dimorphismus der freien Theken, eigene "ontogenetische" Entwicklung des Fusellar-Baus jeder einzelnen Theke einer Kolonie, keine strenge Regelung der Anordnung der freien Theken (vgl. SDZUY 1974).

Auch die von Rhabdopleura bekannte Periderm-Struktur könnte ein primitives Merkmal sein, das auf kriechende Formen und solche mit geringem Höhenwachstum beschränkt blieb.

7. Frühe Ontogenie

Die Jugendstadien der meisten Graptolithen besitzen eine kegelförmige oder zylindrische Hülle, die am Anfang (Prosicula) eine spiralig verlaufende Verstärkung besitzt. KOZLOWSKI zeichnete bei Jugendstadien sessiler Graptolithen Partien, die Übergänge zwischen Spirale und der späteren regelmäßigen Fusellar-Sutur zu zeigen scheinen (1966, Abb. 2 und 3; 1971, Abb. 5). Bei den meisten Graptolithen besteht hier ein Hiatus in der Entwicklung (zwischen Prosicula und Metasicula).

Man könnte aus diesen frühen ontogenetischen Stadien - der "biogenetischen Regel" folgend - auf phylogenetische Vorläufer mit spiraligen Periderm-Verstärkungen schliessen. Die spiraligen Komponenten der schrägen Suturen in den proximalen Theken-Anteilen der primitiven Graptolithen Mastigograptus und Micrograptus (s. H und ANDRES 1961) passen zu einer derartigen Annahme. Eine phylogenetische Merkmalsentwicklung von Spirale über die primitive Fusellar-Sutur zu der "normalen" Fusellar-Sutur könnte daher logisch erscheinen. Fraglich ist allerdings, wie weit die spiralige Verstärkung der Prosicula den Fusellar-Suturen, den Grenzen der Fuselli, homolog ist. Auch die folgenden Überlegungen sprechen gegen eine derartige Annahme.

Da die frühe Ontogenie der kambrischen Graptolithen unbekannt ist, bleibt als einziger Anhaltspunkt die frühe Ontogenie von Rhabdopleura, da Rhabdopleura-ähnliche Vorläufer der Graptolithen wahrscheinlich sind (s.o.). Hier finden sich aber in der frühen Individual-Entwicklung (STEBBING 1970b) keinerlei spiralige Elemente auf dem Periderm. Dagegen ist die frühe Entwicklung von Rhabdopleura ähnlich der des sessilen Graptolithen Idiotubus (KOZLOWSKI 1971). In beiden Fällen besteht das erste erhaltungsfähige Periderm aus einer nach dem Festsetzen unten abgeflachten Blase ohne Suturen. Auch EISENACK (1938, 1966) beschrieb blasenartige Anfangsstadien ohne Suturen bei Graptolithen. In meinem Material aus dem Ostseekalk liegen vier Exemplare von Tuboidea mit erhaltener suturloser Larvenhülle vor. Das größte derartige Exemplar - mit beschädigter Larvenhülle - ist in Abb. 27 zu sehen. Auch bei Rhabdopleurites könnte die Larve wie bei Rhabdopleura und Idiotubus eine suturlose Blase ausgebildet haben (s. I1).

Es ist daher möglich, daß äußere Form und spiralige Verstärkung der Graptolithen-Jugendstadien, der Siculae, keine altertümlichen Merkmale, sondern Neuerwerbungen der Graptolithen sind.

Der Erwerb einer spiraligen Verstärkung erscheint leicht möglich, wenn man die spiraligen Komponenten der bandförmig wirkenden schrägen Suturen der proximalen Theken-Enden von Mastigograptus und Micrograptus betrachtet.

Es ist denkbar, daß die längliche Sicula und die spiralige bandförmige Verstärkung der Prosicula Neuentwicklungen sind, die nur die Jugendstadien der Graptolithen betreffen; beides könnte mit dem Übergang von kriechendem zu aufrechtem Wuchs zusammenhängen. In aufrechte Kolonien lassen sich längliche Frühstadien besser einbauen als in kriechende.

Kambrische Graptolithen aus Kalken oder Silex wären auch für dieses Problem von großem Wert.

ERGEBNISSE

Die Ergebnisse stimmen mit KOZLOWSKIs Annahme einer engen Verwandtschaft zwischen den Graptolithen und den rezenten Pterobranchiern überein:

1. Die Suturen des Periderms einiger primitiver ordovizischer Graptolithen entsprechen denen des rezenten Pterobranchiers Rhabdopleura. Es stimmen auch Details überein, bei denen ein adaptiver Sinn nicht ersichtlich ist.

2. Der Weichkörper der Graptolithen besaß zwei Arme wie Rhabdopleura.

3. Die beschriebenen primitiven ordovizischen Graptolithen sind vermutlich wenig veränderte Nachfolger von kambrischen Graptolithen.

4. Die beschriebenen primitiven Graptolithen hatten kriechende Vorläufer.

5. Die beschriebenen primitiven Graptolithen zeigen engere Beziehungen zu Rhabdopleura als alle moderneren Graptolithen. Rhabdopleura ist ein "lebendes Fossil"; ähnliche Formen müssen schon im Kambrium existiert haben und dürften die Vorläufer der primitiven Graptolithen gewesen sein.

6. In der frühen Stammesgeschichte waren vermutlich morphologische Veränderungen mit strukturellen Veränderungen verknüpft: der Übergang von kriechenden zu bäumchenförmigen Kolonien machte eine Versteifung des Periderms notwendig. Die aus feinen Fasern bestehende stützende innere Füllung des Periderms wurde durch

mehr, robusteres und verzahntes Material ersetzt; außen wurde das Gehäuse durch die sekundäre Ablagerung des Cortex versteift. Die strukturellen Unterschiede zwischen Rhabdopleura-ähnlichen Formen und den Graptolithen lassen sich also vermutlich durch eine Veränderung der Lebensweise in der frühen Stammesgeschichte erklären.

7. Hypothese zur Bildung des Cortex:
Die beobachteten bandförmigen Verdickungen sind die Kriechspuren der Graptolithen-Zooide. Der Cortex wurde ebenso wie die darunterliegende Fusellar-Schicht durch den Kopfschild der Zooide abgesondert; nur sind die Cortex-Bänder dünner als die Fuselli und nicht regelmäßig horizontal angeordnet. Das sekundäre Dickenwachstum erfolgt wie bei dem rezenten Pterobranchier Cephalodiscus. Ein äußeres umhüllendes weiches Gewebe um das Periderm herum, wie es für die Abscheidung des Cortex der Graptolithen angenommen wurde, hat nicht existiert.
Die Ablagerung des Cortex bedeutet demnach keinen grundsätzlichen Unterschied zwischen Graptolithen und Pterobranchiern.

SUMMARY

The results confirm KOZLOWSKI's statement of near phylogenetic relationship of the recent Pterobranch Rhabdopleura and the Graptolites:

1. Sutures of periderm of some primitive Ordovician Graptolites and of the recent Pterobranch Rhabdopleura are similar. The similarities extend to structures lacking obvious adaptive features.

2. Like Rhabdopleura the Graptolites possessed one pair of arms.

3. The described primitive Graptolites are probably little modified descendants of Cambrian Graptolites.

4. The ancestors of the described primitive Graptolites were sessile and creeping.

5. The described primitive Graptolites display features implying a nearer phylogenetic relationship with Rhabdopleura than all more modern Graptolites. Rhabdopleura is a "living fossil"; similar forms must have existed already in the Cambrian and should have been the ancestors of primitive Graptolites.

6. During the transition from a sessile-creeping form to a dendroid one, fixed to the substrate only by its baseplate, the periderm had to meet new demands and became strengthened. The fine fibres between inner and outer wall of the fuselli being replaced by more robust and interdigitating tissue, the outer side being strengthened by the Cortex.

7. Suggestions regarding Cortex-formation:
The observed ribbon-like Cortex elements conform to movements of the Cortex secreting cephalic shield of the Graptolite individuals outside their tubes. The ribbon like Cortex elements are thinner and less regularly arranged than the fuselli. The increase in thickness of the Cortex is due to a similar process as has been observed in Cephalodiscus. To build the Cortex no soft tissue existed on the outside of the fuselli. Hence cortex formation does not imply a principal difference between Graptolites and Pterobranchs.

DANK

Für Hilfe und Beratung danke ich folgenden Damen und Herren: Prof. B. Krebs betreute und korrigierte die Arbeit. Prof. A. Eisenack (Tübingen), Dr. H. Jäger (Berlin) und Prof. W.G. Kühne (Berlin) gaben Hinweise für die Bearbeitung der Graptolithen. Prof. J. Brandenburg (Berlin) beriet mich von zoologischer Seite und korrigierte den Text. Prof. W.G. Kühne übersetzte die Zusammenfassung ins Englische.

Prof. K. Sdzuy (Würzburg) half bei der Beurteilung der kambrischen Graptolithen. Dr. C. Brauckmann, Prof. S. Henkel, Fräulein G. Hunsche, Dr. G. Krusat, Dr. Plodowski (Marburg), Diplomgeologe P. Rohn, Frau Prof. S. Richter und cand. geol. Th. Schlüter berieten mich in technischen und anderen Fragen. Kunstmaler P. Berndt fertigte unter schwierigen Bedingungen mit großem Einfühlungsvermögen drei Bleistiftzeichnungen von Graptolithen an (Abb. 27, 30, 31). Frau P. Großkopf sorgte für optimale Wiedergabe der Zeichnungen.

Besonders erfreulich war die Zusammenarbeit mit den meeresbiologischen Stationen "The Laboratory" in Plymouth und Espegrend bei Bergen. Prof. T. Brattegard und Prof. H. Brattström (beide Espegrend) unterstützten die Arbeit, wo sie konnten. Dr. A.D. Mattacola, Dr. J.B. Gilpin-Brown und vor allem der Bearbeiter von Rhabdopleura, Dr. A.R.D. Stebbing halfen mir in freundlichster Weise.

Der Spezialist für Hemichordaten, Prof. C. Burdon-Jones, diskutierte mit mir brieflich über die Beziehungen zwischen Pterobranchiern und Graptolithen und teilte bisher unveröffentlichte Ergebnisse mit.

Der Familie Mc Guffie in Plymouth danke ich für die freundliche Aufnahme. Erwähnt werden muß hier auch die ungewöhnliche Toleranz und Aufgeschlossenheit der Angestellten der Kiesgrube in Spandau Sammlern gegenüber, besonders danke ich Herrn Steinmetz.

Die Arbeit wurde mit einem zweijährigen staatlichen Graduierten-Stipendium finanziert.

LITERATUR

ANDERSSON, K.A. (1907/1908): Die Pterobranchier der schwedischen Südpolarexpedition 1901-1903. - Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Südpolarexpedition 1901-1903, 5, 1-117, Stockholm.

ANDRES, D. (1961): Die Struktur von Mastigograptiden aus einem ordovizischen Geschiebe Berlins. - N. Jb. Geol. Paläont., Monatshefte, 12, 636-647, Stuttgart.

BEKLEMISHEV, V.N. (1951): To the building of system of animals. Deuterostomia, their origin and composition. - (in Russian), Usp. Sovrem. Biol., 32, 256-270.

- - - - (1969): Principles of comparative Anatomy of Invertebrates.1.

BERRY, B.N. & TAGAKI, R.S. (1970): Electron Microscope investigation of Orthograptus quadrimucronatus from the Maquoketa Formation (Late Ordovician) in Iowa. - Journal of Paleontology, 44, 1, 117-124, Tulsa, Oklahoma.

- - - - & TAGAKI, R.S. (1971): Electron Microscope study of a Diplograptus species. - Lethaia, 4, 1-13.

- - - - & TAGAKI, R.S. (1973): Diplograptid and Monograptid Fine Structure and Colonial Development. - Aus: Boardman, R.S., Cheetham, A.H. and Oliver W.A.(Editors): Animal Colonies. Development and Function through Time. Stroudsburg.

- - - - (1974): Virgula structure and function in a monograptid and an orthograptid. - Aus: Special Papers in Paleontology, No. 13, Graptolite Studies in Honour of O.M.B. Bulman, 131-140, London.

BOHLIN, B. (1950): The affinities of the graptolites. - Bull. Geol. Inst. Uppsala, 34, 107-113, Uppsala.

BROCH, H. (1927): Die Pterobranchier. Rhabdopleura. - Deutsche Südpol.-Exped. 1901-1903, 19, p. 468.

BULMAN, O.M.B. (1970): Graptolithinia (with sections on Enteropneusta and Pterobranchia). - In: Teichert (Editor): Treatise on Invertebrate Paleontology. 1-163, Kansas.

- - - - (1973): Graptolite Periderm Structure and Budding Patterns. A Résumé. - Aus: Larwood, G.P.(Editor): Living and fossil Pryozoa, 11-20.

BURDON-JONES, C. (1954): The Habitat and Distribution of Rhabdopleura normani ALLMAN. - Universitetet i Bergen Arbok 1954, Publications from the Biological Station, 12, 1-17, Bergen.

BURDON-JONES, C. (1957): The biology of Rhabdopleura normani ALLMAN. - Challenger Society, 3, 9, 22-23.

CHAPMAN, F. (1919): New or little-known Victorian Fossils in the National Museum. Part 23. - On some Hydroid Remains of lower Palaeozoic age from Monegetta, near Lancefield. - Proceedings of the Royal Society of Victoria, 31, 2, Melbourne.

- - - - & SKEATS, E.W. (1919): On the discovery of fossil hydroid remains of the order Calyptoplastea in the Palaeozoic of Victoria, Australia. - Geol. Mag., 1919, 550-551, London.

- - - - & THOMAS, D.E. (1936): The Cambrian Hydroidea of the Heathcote and Monegetta Districts. - Proceedings of the Royal Society of Victoria, 48, 193-212, Melbourne.

DILLY, P.N. (1971): Keratin-like fibres in the Hemichordate Rhabdopleura compacta. - Z. Zellforsch., 117, 502-515, Würzburg.

- - - - (1973): The Larva of Rhabdopleura compacta (Hemichordata). - Marine Biology, 18, 69-86.

- - - - (1975): The dormant buds of Rhabdopleura compacta (Hemichordata). - Cell. Tiss. Res., 159, 387-397.

EISENACK, A. (1934): Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs.III. - Paläont. Z., 16, 52-76, Berlin.

- - - - (1938): Jugendstadien eines festsitzenden Graptolithen unbekannter Stellung. - Z. Geschiebeforsch., 14, 152-160, Leipzig.

- - - - (1951): Retioliten aus dem Graptolithen-Gestein. - Palaeontographica, Bd C, Abt. A, 129-163, Stuttgart.

- - - - (1959): Einige Mitteilungen über Graptolithen. - Neues Jb. Geol. u. Paläont., Abh., 107, 2, 253-260, Stuttgart.

- - - - (1965): Die Mikrofauna der Ostseekalke. 1. Chitinozoen, Hystrichosphaeren. - Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., 123, 115-148, Stuttgart.

- - - - (1966): Einige Bemerkungen über Retioliten und Graptolithen. - Neues Jb. Geol. Paläont., Monatshefte, 10, 577-588, Stuttgart.

- - - - (1971): Die Mikrofauna der Ostseekalke (Ordovizium). 3. Graptolithen, Melanoskleriten, Spongien, Radiolarien, Problematica nebst zwei Nachträgen über Foraminiferen und Phytoplankton. - Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., 137, 3, 337-357, Stuttgart.

EISENACK, A. (1974): Einige neue Graptolithen aus dem Ordovizium des Baltikums, ferner über Epigraptus und andere Idiotubidae.- Neues Jb. Geol. Paläont., Monatshefte, 11, 664-674, Stuttgart.

- - - - (1976): Mikrofossilien aus dem Vaginatenkalk von Hälludden, Öland.- Paläontographica A, zur Zeit im Druck, Stuttgart.

ERDTMANN, B.-D. (1973): Life forms and feeding habits of Graptolites.- Aus: Animal Colonies, edited by Boardman, Cheetham and Oliver. 523-532, Stroudsburg.

FOUCART, M.-F.(1964): Paléobiochimie et position systématique des Graptolithes.- Univ. Liège, Mém. de Licence, 1-120.

FOUCART, M.F., BRICTEUX-GREGOIRE, S. et JEUNIAUX, CH. (1965): Composition chimique du tube d'un Pogonophore (Siboglinum sp.) et des formations squelettiques de deux Ptérobranches.- Sarsia, 20, 35-41, Bergen.

FOUCART, M.-F. & JEUNIAUX, CH.(1966): Paléobiochimie et position systématique des Graptolithes.- Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, 95, 39-45.

HARMER, S.F. (1905): The Pterobranchia of the Siboga expedition.- Siboga Exped., 26, 1-132.

HUCKE, K. (1967): Einführung in die Geschiebeforschung.- 1-132, Oldenzaal.

JOHNSTON, T.H. (1937): Rhabdopleura.- Sci. Rep. Australian Antart. Exped. 1911-1914, 3, 1-8.

KIRK, N.H. (1972): Some thoughts on the construction of the rhabdosome in the Graptolithina, with special reference to extrathecal tissue and its bearing on the theory of automobility.- Univ. Coll. Wales, Aberystwyth, Dept. Geol. Publ., 1, 1-21, Aberystwyth.

- - - - (1974): Some thoughts on the construction of the rhabdosome in the Dendroidea, in the light of the ultrastructure of the Dendroidea and of Mastigograptus.- Univ. Coll. Wales, Aberystwyth, Dept. Geol. Publ., 6, 1-11, Aberystwyth.

- - - - (1975): More thoughts on the construction and functioning of the rhabdosome in the Graptoloidea in the light of their ultrastructure.- Univ. Coll. Wales, Aberystwyth, Dept. Geol. Publ., 7, 1-21, Aberystwyth.

KLUGE, H. (1948): On the occurence of Rhabdopleura in the Barents Sea.- (in Russian), Trudy murmansk biol Sta., 1, 276-283.

KOZLOWSKI, R. (1938): Informations préliminaires sur les Graptolithes du Tremadoc de la Pologne et sur leur portée théorique.- Annales musei Zoologici Polonici, 13, 16, 183-196, Warschau.

- - - - (1947): Les affinités des Graptolithes.- Biol Reviews, 22, 93-108.

- - - - (1948): Les Graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du Tremadoc de la Pologne.- Palaeontologica Polonica, 3, 1-235, Warschau.

- - - - (1956): Sur Rhabdopleura du Danien de la Pologne.- Acta Palaeontologica Polonica, 1, 1, 3-18, Warschau.

- - - - & GREGUSS, P. (1959): Discovery of Ordovician land plants (preliminary communication).- Acta Palaeontologica Polonica, 4, 1, Warschau.

- - - - (1961): Découverte d'un Rhabdopleuridé (Pterobranchia) ordovicien.- Acta Palaeontologica Polonica, 6, 1, 3-13, Warschau.

- - - - (1962): Crustoidea - nouveau groupe de Graptolithes.- Acta Palaeontologica Polonica, 7, 1-2, 1-52, Warschau.

- - - - (1966): On the structure and relationships of Graptolites.- Journal of Paleontology, 40, 3, 489-501, Tulsa.

- - - - (1967): Sur certains fossiles ordoviciens à test organique.- Acta Palaeontologica Polonica, 12, 2, 99-131, Warschau.

- - - - (1970): Nouvelles observations sur les Rhabdopleuridés (Ptérobranches) ordoviciens.- Acta Palaeontologica Polonica, 15, 1, 3-14, Warschau.

- - - - (1971): Early development stages and the mode of life of Graptolites.- Acta Palaeontologica Polonica, 16, 4, 313-338, Warschau.

KRAATZ, R. (1962): Untersuchung über die Wandstrukturen der Graptolithen (mit Hilfe des Elektronenmikroskops).- Zeitschr. der Deutschen Geolog. Ges., 114, 699-702, Stuttgart.

- - - - (1968): Elektronenmikroskopische Beobachtungen an Monograptus-Rhabdosomen.- Der Aufschluß, 12, 357-361.

KRAFT, P. (1926): Ontogenetische Entwicklung und Biologie von Diplograptus und Monograptus.- Palaeont. Z., 7, 207-249, Berlin.

KÜHNE, W.G. (1955): Unterludlow-Graptolithen aus Berliner Geschieben.- Neues Jb. Geol. u. Paläont., Abhandlungen, 100, 3, 350-401, Stuttgart.

KULICKI, C. (1969): The discovery of Rhabdopleura (Pterobranchia) in the Jurassic of Poland.- Acta Palaeontologica Polonica, 14, 1, 537-550, Warschau.

- - - - (1971): New observations on Rhabdopleura kozlowskii (Pterobranchia) from the Bathonian of Poland.- Acta Palaeontologica Polonica, 16, 4, 415-426, Warschau.

MÜLLER, A.H. (1963): Lehrbuch der Paläozoologie, 2, 3, 1-698, Jena.

NORMAN, J.R. (1921): Rhabdopleura.- Brit. Antart. Terra Nova Exped. 1910, (Zool.), 4, 95-102.

OBUT, A.M. (1964): Podtip Stomochordata. Stomokhordovye. In: Orlov, Y.A. (Editor): Osnovi paleontologii: Echinodermata, Hemichordata, Pogonophora, Chaetognatha. Nedra press, 279-337, Moskau.

- - - - (1974): New graptolites from the middle Cambrian of the Siberian Platform.- In: Special Papers in Paleontology, No. 13, Graptolite studies in Honour of O.M.B. Bulman, 9-13, London.

QUILTY, P.G. (1971): Cambrian and ordovician dendroids and hydroids of Tasmania.- Journal of the Geological Society of Australia, 17, 171-189, Sydney.

RIDEWOOD, W.G. (1918): Pterobranchia.- Scient. Rep. Australas. Antart. Exped. (Ser. C), 3, 2, 5-25.

RUEDEMANN, R. (1908): Graptolites of New York, Part 2, Graptolites of the higher beds.- New York State Museum, 2, 1-583, Albany.

- - - - (1947): The Graptolites of North America.- Mem. Geol. Soc. America, 19, 1-652, Baltimore.

SCHEPOTIEFF, A. (1907a): Die Anatomie von Rhabdopleura.- Zoologische Jahrbücher, 2. Abteilung, Anatomie, 23, 463-534.

- - - - (1907b): Knospungsprozeß und Gehäuse von Rhabdopleura.- Zoologische Jahrbücher, 2. Abteilung, Anatomie, 24, 193-238.

- - - - (1909/1910): Die Pterobranchier des Indischen Ozeans.- Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, 28, 429-448.

SDZUY, K. (1974): Mittelkambrische Graptolithen aus NW-Spanien.- Paläont. Z., 48, 1/2, 110-139, Stuttgart.

SKEVINGTON, D. (1963): Graptolites from the Ontican Limestones (Ordovician) of Öland, Sweden. I.: Dendroidea, Tuboidea, Camaroidea and Stolonoidea.- Publ. from the Paleont. Inst. of the Univ. of Uppsala, No. 46, 1-62, Uppsala.

- - - - (1965/1967): Graptolites from the Ontican Limestones (Ordovician) of Öland, Sweden. II.: Graptoloidea and Graptovermida.- Bull. of the Geol. Inst. of the Univ. of Uppsala, 43, 1-74, Uppsala.

STEBBING, A.R.D. (1968): Discovery of Rhabdopleura (Hemichordata) at Plymouth.- Nature, 217, 1284, London.

- - - - (1970a): The status and ecology of Rhabdopleura compacta (Hemichordata) from Plymouth.- Journal of the marine biological Association, 50, 1, 209-221, Cambridge.

- - - - (1970b): Aspects of the reproduction and life cycle of Rhabdopleura compacta (Hemichordata).- Marine Biology, 5, 205-212.

- - - - & DILLY, P.N. (1972): Some observations on living Rhabdopleura compacta (Hemichordata).- J. mar. biol. Ass. U.K., 52, 443-448, Cambridge.

THOMAS, D.E. & HENDERSON, Q.J. (1945): Some fossils of the Dundas series, Dundas.- Pap. & Proc. Roy. Soc. Tasmania, 1-8, Hobart.

THOMAS, H.D. & DAVIS, A.G. (1949a): A fossil species of the Pterobranch Rhabdopleura.- Abstr. Proc. Geol. Soc. London, 1450, p. 79, London.

- - - - - - - - - - - - - - - (1949b): The Pterobranch Rhabdopleura in the English Eocene.- Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., 1, 1, 1-19, London.

TOWE, K. & URBANEK, A. (1974): Fossil organic material: a unique fibril ultrastructure in Silurian Graptolites.- Proc. 8. Intern. Congr. Electron Mic oscopy, Canberra, Australia, 2, 694-695.

URBANEK, A. & RICKARDS, R.B. (1974): The ultrastructure of some retiolitids and graptoblasts.- In: Special Papers in Paleontology, No. 13, Graptolite Studies in Honour of O.M.B. Bulman, 177-186, London.

URBANEK, A. & TOWE, K.M. (1974): Ultrastructural studies on Graptolites, I: The periderm and its derivatives in the Dendroidea and in Mastigograptus.- Smithsonian Contribution to Paleobiology, 20, 1-48.

URBANEK, A. & TELLER, L. (1974): Sicula and thecae in Monograptus (Testograptus) testis.- In: Special Papers in Paleontology, No. 13, Graptolite studies in Honour of O.M.B. Bulman, 237-248, London.

URBANEK, A. & TOWE, K.M. (1975): Ultrastructural studies on Graptolites, II: The periderm and its derivatives in the Graptoloidea.- Smithsonian Contributions to Paleobiology, 22, 1-24.

URBANEK, A. (1976): The problem of Graptolite affinities in the light of ultrastructural studies on peridermal derivatives in Pterobranchs.- Acta Palaeontologica Polonica, 21, 1, 3-36, Warschau.

WETZEL, W. (1958): Graptolithen und ihre fraglichen Verwandten im elektronenmikroskopischen Vergleich.- Neues Jahrb. Geol. Paläont., Monatshefte, 307-312, Stuttgart.

LEBENSLAUF

17.12.1938	Geboren in Berlin als Sohn der Hausfrau Gertrud Andres, geborene Barkowski, und des Polizeibeamten Paul Andres.
März 1957	Reifeprüfung am Goethe-Gymnasium in Berlin, neusprachlicher Zweig.
1957-1974	Studium der Geologie und Paläontologie an der Freien Universität Berlin, Arbeit für den Lebensunterhalt, eine Publikation über Graptolithen (1961) und eine über kambrische Ostracoden (1969).
11.1.1974	Diplom-Prüfung in Geologie und Paläontologie
1976	Publikation über eine oberkambrische Conodonten-Gruppe zusammen mit Prof. K.J. Müller.
Juni 1976	Anmeldung zum Doktor-Examen an der Freien Universität Berlin.

Meine Lehrer an der Freien Universität waren:

Geologie	Prof. M. Richter, Prof. K. Germann
Paläontologie	Prof. B. Krebs, Prof. W.G. Kühne
Mineralogie	Prof. K.-R. Mehnert
Zoologie	Prof. J. Brandenburg, Prof. K. Günther
	Prof. W. Ulrich
Genetik	Prof. H. Lüers, Prof. H. Nöthel